

Feinstrukturelle Untersuchungen
zur funktionsmorphologischen Differenzierung
der Sehzellen im Auge der Schmeißfliege
Calliphora erythrocephala (Diptera: Calliphoridae)

Hansjörg Wunderer

1981

Feinstrukturelle Untersuchungen
zur funktionsmorphologischen Differenzierung
der Sehzellen im Auge der Schmeißfliege
Calliphora erythrocephala (Diptera: Calliphoridae)

Dissertation
der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von Hansjörg Wunderer aus Regensburg
München, Mai 1981



1. Berichterstatter: Prof. Dr. U. Smola

2. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Kolb

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juli 1981

Herrn Prof. Dr. U. Smola am Zoologischen Institut der Universität München danke ich sehr herzlich für das interessante und ergiebige Untersuchungsthema und für die Betreuung und Unterstützung meiner Arbeit, insbesondere für die intensiven Diskussionen der funktionellen Aspekte der gefundenen Feinstrukturen und für zahlreiche wertvolle Anregungen, die mich auf viele angrenzende Probleme aufmerksam machten. Frau Prof. Dr. G. Kolb danke ich für wohlwollendes Entgegenkommen bei meiner Tätigkeit im EM-Labor des Instituts. Frau H. Tscharncke sei für die Vermittlung ihrer Erfahrungen in der EM-Technik, für Diskussionen über methodische Probleme und für ihre ständige, freundschaftliche und hilfreiche Unterstützung bei den vielen kleinen Dingen der Laborarbeit herzlich gedankt. Ganz besonderen Dank möchte ich auch Frau Dr. M. Melchers aussprechen: Ohne ihre Kenntnisse, ihr künstlerisches Geschick und ihr Engagement wäre die Fertigstellung des Tonmodells einer Sehzelle nicht möglich gewesen. Frä. B. Esser danke ich für ihre Mithilfe - sie sorgte oft für eine angenehme Atmosphäre bei der Laborarbeit -, ebenso vielen anderen Mitarbeitern des Instituts.

Nicht zuletzt sei an dieser Stelle auch meiner Frau für ihr Verständnis und ihre Geduld gedankt, wenn ihr Mann oft an allzuvielen Abendstunden oder Wochenenden abwesend war, und ebenso meinen Eltern, die mir diese Ausbildung ermöglichten.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548318_0006

Inhaltsverzeichnis

=====

I. Einleitung

A. Einführung	1
B. Überblick über den feinstrukturellen Aufbau der Dipteren-Retina	
1. Äußere Strukturen	3
2. Dioptrischer Apparat und Pigmentzellen	4
3. Sehzellen und Rhabdomere	9
4. Rhabdomer-Feinbau	17
C. Das Twisten der Sehzell-Mikrovilli und die Fragestellungen der vorliegenden Arbeit	19

II. Material und Methode

1. Untersuchungsobjekte	22
2. Präparation	23
3. Fixiermethoden	23
4. Gezielte mechanische Beschädigung der Augenkapsel	25
5. Einbetten und Schneiden	25
6. Orientierungs-Verfahren zum Verfolgen einzelner Ommatidien	26
7. Verfahren zum Messen des Twistwinkels & der Rhabdomere	30
8. Dreidimensionale Rekonstruktion eines twistenden Rhabdomers nach elektronenmikroskopischen Serienschritten	30
9. Ermittlung von Querschnitt und Volumen bei den zentralen Rhabdomeren	32

III. Ergebnisse

A. Nachweis, daß das Twisten der Sehzell-rhabdomere kein Artefakt, sondern eine in-vivo-Struktur darstellt	
1. Der Twistverlauf bei den peripheren Sehzellen R1-6 von Calliphora	35
2. Der Einfluß einer starken mechanischen Beschädigung der Ommatidien vor der Fixation auf den Rhabdomertwist	38
3. Der Einfluß verschiedener Fixiermethoden auf den Rhabdomertwist	
a) Fixierung mit 5 % GA	47
b) Fixierung mit 4 % PA + 1,25 % GA	47
c) Fixierung mit 1/2 Karnovsky	49
4. Diskussion	
a) Das Twisten als mögliches Artefakt	53
b) Rhabdomer-Längsschnitte als Beweis für ein Nicht-Twisten	58

B. Die peripheren Sehzellen

1. Das Twisten bei R1-6: Untersuchung weiterer Parameter bei *Calliphora* 62
 - a) Das Twisten bei verschiedenen Individuen und in verschiedenen Augenbereichen 62
 - b) Das Twisten in Abhängigkeit von der Vitamin A-Konzentration der Larvennahrung 70
 - c) Das Twisten in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen 72
2. Das Twisten bei R1-6 im Auge von *Musca domestica* 74
3. Zusammenfassung 77

C. Die zentralen Sehzellen

1. Das Twisten der zentralen Rhabdomere von R7, R8 bei *Calliphora* und *Musca* 78
 - a) Die zentralen Sehzell-Typen und ihre Charakteristika 78
 - b) Der Twistverlauf bei dem zentralen Rhabdomertyp mit kleinerem Querschnitt (R7s + R8l) 85
 - c) Der Twistverlauf bei dem zentralen Rhabdomertyp mit größerem Querschnitt (R7l + R8s) 89
 - d) Das Auftreten der unterschiedlichen Twisttypen bei R7/8 in verschiedenen Augenbereichen von *Calliphora* 94
2. Nichttwistende zentrale Sehzellen am dorsalen Augenrand von *Calliphora* 100
 - a) Lage der Randommatidien im Auge des *Calliphora*-Männchens 100
 - b) Morphologische Charakteristika der Randommatidien gegenüber anschließenden normalen Ommatidien 104
 - c) Twistverlauf der Randommatidien-Rhabdomere im Vergleich zu anschließenden normalen Ommatidien 116
 - d) Flächen- und Volumen-Auswertungen bei den zentralen Rhabdomeren der Randommatidien 121
3. Zusammenfassung 123

D. Twisten und verschiedene zentrale Sehzelltypen im Auge anderer Dipteren

1. Zentrale Sehzelltypen im Tabaniden-Auge 125
2. Feststellung des Rhabdomertwists in den EM-Bildern anderer Autoren und Rückschlüsse auf seine Verbreitung unter den Dipteren 127

IV. Diskussion

1. Sekundäre und basale Pigmentzellen	139
2. Zentrales Ommatidienlumen	144
3. Augenentwicklung bei den Muscoidea	147
4. Dorsofrontaler Augenbereich und zentrale Sehzelltypen	150
5. Funktionelle Bedeutung des Twistens	153
6. Polarisationsanalysatoren bei Dipteren am dorsalen Augenrand	158

V. Zusammenfassung

166

VI. Literatur

169

I. Einleitung

=====

A. Einführung

Die vergleichende Anatomie des Gehirns bietet besonders gute Anhaltspunkte, um die Organisationshöhe und Leistungsmöglichkeiten einer Tierart abschätzen zu können. Als einfacher Standard für den Vergleich verschiedener Vertebraten zum Beispiel kann dabei die Masse eines ursprünglichen Hirnteils dienen, der bei primitiven wie hochentwickelten Tieren gleich ausgebildet ist; durch die Angabe, wievielmals größer die Masse eines anderen, speziellen Hirnteils ist, erhält man einen brauchbaren Index, um Aussagen über den Differenzierungsgrad verschiedener Gehirne machen zu können (Portmann 1965). Eine analoge Methode läßt sich auch beim Insektengehirn anwenden (Ratzersdorfer 1952, Portmann 1965). Stellt man dabei die Indices für die optischen Ganglien bei einigen Insekten gegenüber, ergibt sich ein interessanter Hinweis auf die Bedeutung des Gesichtssinnes für die jeweilige Insektengruppe:

Heuschrecke 357,5

Termite 25,9

Biene 282,2

Fliege 402,9

Es zeigt sich, daß bei der Fliege der Anteil der optischen Verschaltungen am Gehirn am weitaus größten ist. Deshalb ist zu erwarten, daß auch die Augen von

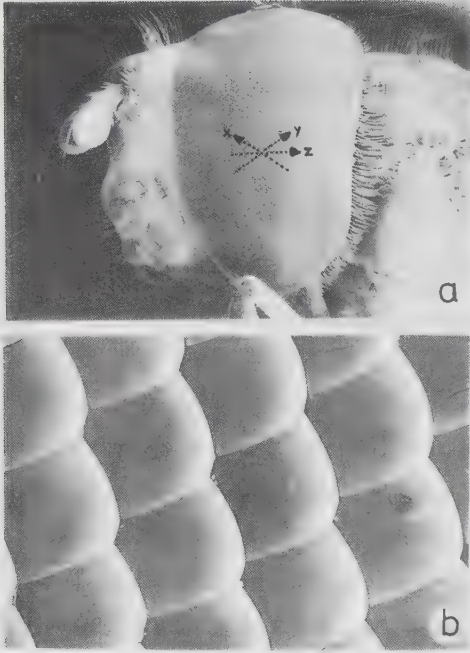


Abb.1a: Kopf einer Schwebfliege im Rasterelektronenmikroskop (75 x).

Abb.1b: Vergrößerter Ausschnitt des Fliegenauges mit einzelnen Facetten (REM, 2100 x).

Dipteren entsprechend leistungsfähig und hochentwickelt sind: Dies wurde durch die Befunde über Funktion, Verschaltung und Feinbau der Sehzellen im Fliegenauge vollauf bestätigt. Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zum letztgenannten Untersuchungsgebiet leisten.

B. Überblick über den feinstrukturellen Aufbau der Dipteren-Retina

1. Äußere Strukturen:

Das Fliegenauge besteht aus einer sehr großen Anzahl von Elementareinheiten, den Ommatidien (Calliphora: 5600 - 5900, Gemperlein 1965; Musca: 3200 - 3600, Boschek 1971, Gemperlein 1969; Drosophila: 800, Ready et al. 1976). Den jeweiligen Ommatidien im Augeninneren entsprechen die Facetten an der Augenoberfläche. Betrachtet man die Facetten mit dem Rasterelektronenmikroskop, fällt ihre erstaunlich gleichmäßige Anordnung auf, die die hohe Präzision aller am Augenaufbau beteiligten Strukturen widerspiegelt (Abb. 1a,b). Die Reihen der Facetten bzw. der darunterliegenden Ommatidien und darüberhinaus der neuronalen Einheiten im ersten optischen Ganglion sind so regelmäßig, daß sie ohne weiteres durch ein System von 3 Koordinatenachsen (x, y, z, Abb. 1a) abgebildet werden können (Braitenberg 1970); dadurch läßt sich die Lage jedes einzelnen Ommatidiums präzise angeben (Gemperlein 1969). Deshalb besteht auch die Möglichkeit, im Fliegenauge bei geeigneter

Orientierung (s. Abschnitt II.) individuelle Ommatidien durch zahlreiche histologische Schnitt-Serien zu verfolgen.

Bei Fliegen der Gruppe Muscoidea (zu der die häufig untersuchten Gattungen Calliphora, Musca, Sarcophaga, Lucilia, Drosophila gehören) haben die Facetten in 3 Regionen des Komplexauges eine unterschiedliche Form: Im antero-medialen Bereich großflächige Sechsecke, deren eine Seite nach oben weist, in einem schmalen dorso-ventralen Mittelband Rhomben, und im postero-lateralen Bereich kleinflächige Sechsecke mit der Spitze nach oben (Kuiper 1966, Braitenberg 1970). Die Facetten umgrenzen den Bereich der Cornea-Oberfläche, unter dem jeweils der dioptrische Apparat und der langgestreckte Zylinder eines Ommatidiums sitzt. Auf dieser Cornea-Oberfläche läßt sich bei sehr starker Vergrößerung im Rastermikroskop und bei geeigneten Anschnitten ein System von ineinander verschlungenen, halbrunden Erhebungen nachweisen, die teilweise in die äußerste Chitinschicht eingebettet sind. Sie bilden - ähnlich dem Nippelbesatz auf der Augenoberfläche von Stechmücken (Brammer 1970) und Schmetterlingen (Kolb 1977) - einen Antireflex-Belag, der mehr Licht in die Cornea eintreten läßt (Bernhard et al. 1965, Miller et al. 1966); das Fliegenauge hat deshalb einen matten Oberflächenglanz.

2. Dioptrischer Apparat und Pigmentzellen:

Der Cornea-Innenseite schließt sich der Kristallkegel oder Conus an, dessen kristalline Substanz bei vielen

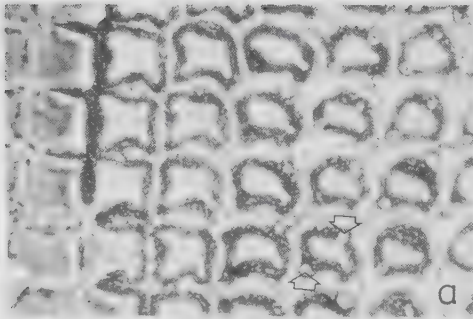


Abb.2a: Lichtmikroskopischer Schrägschnitt durch mehrere Facettenreihen (Calliphora). Die Ommatidien sind links im Bereich der Cornea, in der Mitte im distalen und rechts im proximalen Pseudoconus-Bereich angeschnitten. Der dunkle Saum um jedes Ommatidium wird durch 2 primäre Pigmentzellen gebildet, deren Kerne im rechten Bildteil angezeigt sind; die Pigmentkörner zwischen den Ommatidien stammen von den sekundären Pigmentzellen (LM, Phasenkontrast: ca. 1200 x).

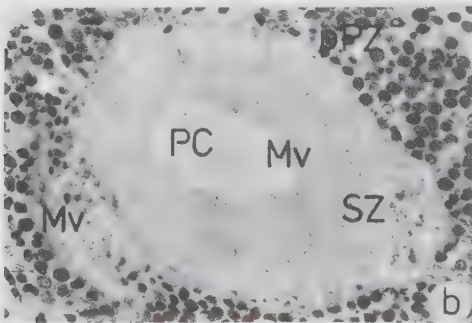


Abb.2b: Leicht schräger Dünnschnitt durch die Pseudoconus-Basis (Calliphora). Der Boden des Pseudoconus (PC) wird durch die 4 Semperzellen (SZ) mit mikrovillärem Besatz (Mv, Bildmitte) gebildet. Am Rand der Ring aus 2 primären Pigmentzellen (pPZ), deren Mikrovilli noch teilweise getroffen sind (Mv, links unten). (TEM, 4800 x).

Insekten von 4 spezialisierten Zellen intrazellulär gebildet wird, und der dann als Euconus bezeichnet wird. Die Kombination von Conus und lichtdurchlässiger Cornea bildet den dioptrischen Apparat, der (insbesondere durch die verschiedenen Brechungsindices der Corneaschichten) insgesamt als eine Art Sammellinse wirkt, die das ein tretende Licht auf die distalen Spitzen der Sehzellen zentriert (Seitz 1968). Im Dipterenauge jedoch findet sich ein andersartiger Typ: Der Pseudoconus, ein langgestreckter Hohlraum von rundem Querschnitt, der sich nach proximal, zu den Sehzellen hin, verjüngt und in vivo von einer gelartigen Substanz erfüllt ist (vgl. Fig.2 aus Trujillo & Melamed 1966). Die Wände dieses Pseudoconus werden größtenteils von den 2 primären Pigmentzellen gebildet (auch als Haupt- oder Cornea-Pigmentzellen bezeichnet, engl. main pigment cells). Sie sind dicht von relativ großen Pigmentkörnern erfüllt, ihre beiden Kerne liegen etwas oberhalb der Pseudoconus-Basis (Abb. 2a). An der conus-begrenzenden Membran dieser Zellen vergrößert ein mikrovillärer Besatz die sezernierende Oberfläche für die viskose Pseudoconus-Substanz (Abb. 2b).

Die beiden primären Pigmentzellen werden ihrerseits von den 6-8 distalen Ausläufern der sekundären Pigmentzellen (auch Nebenzellen, engl. large pigment cells) eingefasst, die etwas kleinere, in vivo rotbraune Pigmentkörner beinhalten. Die Grenzlinien und Ecken zwischen benachbarten Pseudoconis sind so von sekundären Pigmentzellen gebildet, die untereinander und mit den

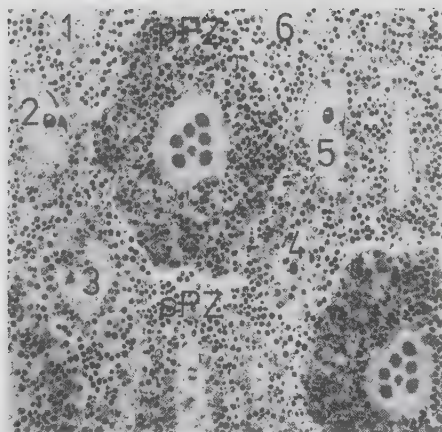


Abb.3: 2 Ommatidien-Querschnitte (*Calliphora*) im Bereich der Rhabdomerkrappen (ca. 45 μ m proximal der Cornea). Der dunkle Ring um die Ommatidien wird von 2 primären Pigmentzellen (pZ) gebildet, die ganz von Pigmentkörnern und Mitochondrien erfüllt sind. Sie sind von sekundären Pigmentzellen (sPZ) umgeben, deren Kerne (1-6) einen Ring um jedes Ommatidium bilden (TEM, 1800 x).

primären Pigmentzellen an allen Interzellularspalten über septierte Desmosomen verbunden sind (Chi et al. 1979); dies gilt auch für die Verbindung der primären Pigmentzellen und dürfte eine besondere mechanische Stabilisierung in diesem Bereich bewirken (Chi & Carlson 1976, Chi et al. 1979).

Nur die sekundären Pigmentzellen inserieren distal in 6 speziellen, taschenartigen Einbuchtungen der Cornea-Innenseite, die genau unter den äußeren Begrenzungslinien der Facetten angeordnet sind (Chi & Carlson 1976, Carlson & Chi 1979). Hier umgeben die sekundären Pigmentzellen auch den Pseudoconus für einige μm , bis zum Beginn der primären Pigmentzellen (Chi & Carlson 1976). Das Plasma der sekundären Pigmentzellen ist durch seinen hohen Gehalt an elektronendichten Partikeln, vermutlich Glykogen (Trujillo-Cenoz 1972), gekennzeichnet. Die Kerne dieser Zellen liegen etwa an der Stelle des distalen Sehzellbeginns alle in gleicher Höhe und umgeben die Ommatidien ringförmig (Abb. 3). In dieser Zone enden die primären Pigmentzellen, während die schmalen Ausläufer der sekundären Pigmentzellen die Ommatidien über die gesamte Länge (ca. 2 - 300 μm) begleiten (zusammen mit je einer Tracheole neben Sehzelle R7) und so eine optische Isolierung bewirken; untereinander bilden sie spezielle Membranverbindungen (gap junctions, Chi et al. 1979). Diese Pigmentzellen interdigitieren distal vielfach mit den Sehzellen (Abb. 15a) und füllen alle größeren Räume zwischen den Sehzellen aus. Proximal inserieren sie an den feinen Innenfibrillen der Basalmembran (die aus 2

Schichten von Kollagenfasern verschiedener Dicke besteht), und treten zum Teil noch durch die Basalmembran hindurch (Carlson & Chi 1974, Chi & Carlson 1976, Carlson & Chi 1979).

An der Basalmembran tritt eine dritte Pigmentzellgruppe mit sehr großen (in vivo gelben) Pigmentkörnern in Erscheinung: 4 Zytoplasmastränge der basalen Pigmentzellen (engl. small pigment cells) erfüllen jeweils den zentralen Hohlraum am proximalen Ende eines Ommatidiums; schmale Säume begleiten auch die 8 Sehzellaxone bei ihrem Durchtritt durch die Fenster der Basalmembran (Carlson & Chi 1974). Diese Membran bildet ein stabiles Widerlager für die Retinazellen und dürfte eine weitgehende Trennung von Retina- und Körper-Lymphe bewirken (Shaw 1978).

3. Sehzellen und Rhabdomere:

Der Übergang vom Pseudoconus auf die Sehzellen wird durch 4 Semperzellen vermittelt, die zu 4 Sektoren einer flachen, lichtdurchlässigen Scheibe zusammengefügt sind (Abb. 2b, 4a) und die basale Begrenzung des Pseudoconus bilden. Ihre 4 bohnenförmigen Kerne liegen am Rand des jeweiligen Sektors (Abb. 4a) und stören deshalb den Lichtdurchtritt nicht. Die Grenzlinien der Semperzellen untereinander und zu den randständigen primären Pigmentzellen hin sind durch septierte Desmosomen verbunden (Chi et al. 1979). Proximal erweitert sich im Zentrum der Semperzellscheibe der Interzellularspalt zwischen den 4 Zellen sternförmig und beinhaltet elektronendichtes, granuläres Material (Abb. 4a), das kontinuierlich in das ebenso

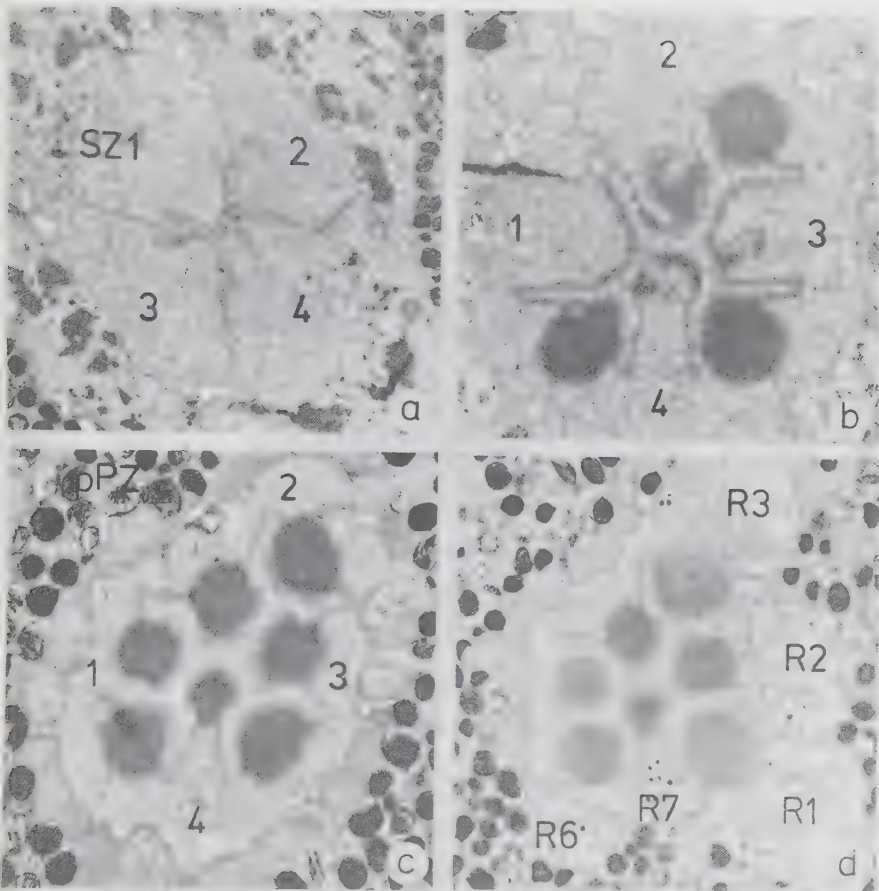


Abb.4: Serie von Ommatidienquerschnitten am Übergang Pseudoscorpion-Rhabdomere (*Calliphora*). **4a:** Scheibe der 4 Semperzellen (SZ 1-4) mit randständigen Kernen, die in der Mitte bereits ein wenig Ommatidien-Lumen freigeben (TEM, 7000 x). **4b:** Beginn der Rhabdomerkappen an der Innenseite der Semperzellen (1-4). Die elektronendichten Granula im Ommatidienlumen gehen in das homogene Material der Kappen über (12 800 x). **4c:** Alle 7 Rhabdomerkappen sind an proximalen Vorsprüngen der Semperzellen (1-4) ausgebildet. Sie sind von Mitochondrien der primären Pigmentzellen (pPZ) dicht umringt (11 200 x). **4d:** Leichter Schrägschnitt am Beginn der Rhabdomere der Sehzellen R1 und R2 (rechts). Die Semperzellen enden hier in schmalen Ausläufern und werden von den Somata der Retinulazellen (R1,2,3,6,7) abgelöst (9000 x).

dichte, aber gleichmäßig amorphe Material von 7 Rhabdomerkappen am Rand des noch weiter vergrößerten Zentralraumes übergeht (Abb. 4b). Diese Kappen sitzen als 3-4 μm lange Stiftchen distal auf den Rhabdomeren, dicht umschlossen von Semperzellausläufern (Abb. 4c, d), wodurch eine innige Verzapfung erzeugt wird. Zusätzlich stellen an dieser optisch wichtigen Kopplungsstelle der beiden Lichtleiter: Pseudoconus/Rhabdomere zwei weitere Faktoren eine hohe mechanische Stabilität her: Das umfangreiche Zytoskelett der Semperzellen aus sehr vielen Mikrotubuli, und 4 schlauchförmige Fortsätze der Semperzellen, die im Interzellularspalt zwischen den Sehzellen stecken und proximal bis fast zur Basalmembran verlaufen. Diese außerordentlich stabile Verbindung (vgl. Wehner 1976) dürfte für die funktionsfähige Ausdifferenzierung der Ommatidienstrukturen im Puppenstadium wichtig sein; außerdem ist die Stabilität der optischen Kopplungsstelle von funktioneller Bedeutung, um die distalen Abstände der Rhabdomerspitzen und damit Divergenzwinkel und optische Achsen der Rhabdomere konstant zu halten (Boschek 1971, Kirschfeld 1967).

Die Somata der Sehzellen bilden, zusammen mit den Pigmentzellen, die Retinaschicht zwischen Pseudoconus und Basalmembran; proximal davon folgt die Lamina ganglionaris, die Schicht der Sehzellaxone und sekundären Neurone. Die Elementareinheit Ommatidium, ein Zylinder von ca. 20 μm Durchmesser und 200 - 300 μm Länge, wird jeweils von einer ringförmigen Gruppe von distal 7 und proximal 8 Sehzellen gebildet, die über ihre ganze Länge durch "belt

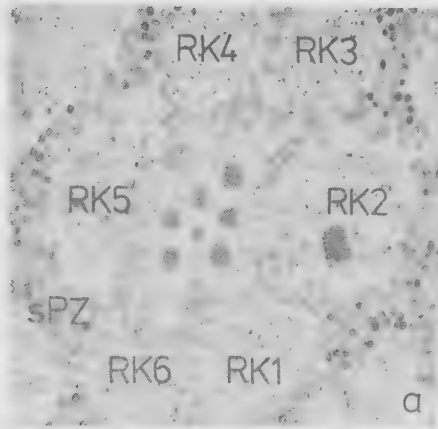


Abb. 5a: Ommatidienquerschnitt (*Calliphora*) in Höhe der peripheren Retinulazellkerne (RK 1-6). Das Ommatidium ist von einem Saum von sekundären Pigmentzellen (sPZ) umgeben (TEM, 3000 x). Dorsal = oben im Bild, frontal = rechts.

desmosomes" (Trujillo-Cenoz 1972, Chi et al. 1979) und andere, spezielle Membrankontakte (Chi et al. 1979) aneinandergeheftet sind. Sie umschließen ein zentrales, in vivo flüssigkeitserfülltes Lumen. In dieses Lumen ragen Vorsprünge der einzelnen Sehzellen, auf denen die lichtempfindlichen Organellen, die Rhabdomere, sitzen (Abb. 5a). Dieser Typ des offenen Rhabdoms ist für Dipterenaugen charakteristisch und wurde außerdem bei wasserbewohnenden Hemiptera (Schneider & Langer 1969), bei Dermaptera (McLean & Horridge 1979) und bei Bockkäfern (Cerambycidae) beschrieben (Wachmann 1979). Bei den meisten Insektenaugen findet sich jedoch ein geschlossenes Rhabdom, bei dem die Einzelrhabdomere zu einem zentralen Lichtleiterstab verschmolzen sind.

Am Aufbau eines Ommatidiums sind 2 morphologisch und funktionell unterschiedliche Sehzellgruppen beteiligt:

a) 6 periphere Sehzellen (Retinulazellen R1-6) mit Rhabdomeren von annähernd gleichem Durchmesser, die auf kurzen Zellvorsprüngen sitzen und über die gesamte Ommatidienlänge verlaufen. Die Kerne dieser Zellen liegen in einer gemeinsamen Schicht etwa 30 µm proximal der Rhabdomerkappen (Abb. 5a). Ihre Rhabdomere zeigen im distalen Retinabereich bei den meisten der untersuchten Dipterenarten eine Trapezoid-Konfiguration, wobei die Rhabdomere von R1-3 bzw. R5,6 jeweils hintereinander in einer dorsoventral gerichteten Linie angeordnet sind (Abb. 5a) (Ausnahmen: Radiärsymmetrische Anordnung bei *Wilhelmia* (Boschek 1971), *Aedes* (Brammer 1970), *Arachnocampa* (Meyer-Rochow & Waldvogel 1979) und *Ptilogyna* (Williams 1980)). Die

peripheren Sehzellen zeigen Absorptionsmaxima im UV- und Gelbgrün-Licht (z.B. Horridge & Mimura 1975).

b) 2 zentrale Sehzellen (R7 und 8) mit wesentlich kleinerem Zellsoma und Rhabdomerdurchmesser. Das zentrale Rhabdomer liegt etwa in der Mitte des Ommatidien-Innenraumes (vgl. Abb. 5a, 7) und stellt einen einzigen, durchgängigen Lichtleiter dar, der jedoch von 2 Sehzellen gebildet wird: Distal, etwa auf 2/3 der Gesamtlänge, von R7, im proximalen Drittel von R8. Der lange, schmale Plasmafortsatz von R7, der das Rhabdomer trägt, verläuft in dorsoventraler Richtung (Abb. 5a), der von R8 senkrecht dazu in craniocaudaler Richtung (Melamed & Trujillo 1968). Die Kerne von R7 bzw. von R8 liegen jeweils in einer eigenen Retina-Zone. Die zentralen Sehzellen haben Absorptionsmaxima im UV und Blau bzw. Blaugrün (Smola & Meffert 1979).

Die beschriebene Rhabdomeranordnung ist in der dorsalen Augenhälfte spiegelbildlich zu der des ventralen Teils, die beiden Hälften sind durch den in Augenmitte verlaufenden Äquator getrennt (z.B. Dietrich 1909, Gemperlein 1969, Braitenberg 1970); der vom Soma R7 in Richtung Rhabdomer verlaufende Plasmafortsatz weist im Dorsalteil nach dorsal, im Ventralteil nach ventral, ebenso die Verbindungslinie von Rhabdomer R1 nach R3. Außerdem sind die dorsalen und ventralen Rhabdomerkonfigurationen des rechten und linken Auges jeweils spiegelbildlich zur medio-sagittalen Körperebene angeordnet.

Die relativ große Anzahl von Zellorganellen, besonders im distalen Teil, weist die Sehzellen als Orte intensiven

Stoffwechsels aus (Mitochondrien, rauhes und glattes endoplasmatisches Retikulum, Golgi-Komplexe, Lysosomen, verschiedene Cisternen und Vakuolen). Vor allem scheinen auch die Mikrovilli der Rhabdomere in einen ständigen, zyklischen Umbau einbezogen zu sein; dieser kann bei einigen Dipterengruppen in Abhängigkeit vom Adaptationszustand des Auges bzw. vom Tag-Nacht-Zyklus ausgesprochen intensiv sein, z.B. bei Tipuliden (Williams 1980), Culiciden (Brammer et al. 1978) und Mycetophiliden-Larven (Meyer-Rochow & Waldvogel 1979). Bei im Dunkeln gezüchteten Moskitolarven können die Mikrovilli ihren Durchmesser verdoppeln (auf ca. 1000 Å), bei Beleuchtung schrumpfen sie innerhalb weniger Stunden auf 500 Å und werden kürzer (White & Lord 1975). Gleichzeitig erscheinen viele "multivesicular bodies" in Rhabdomnähe, die bei Dunkeladaptation fast fehlen. Dieser Zusammenhang wurde auch bei Crustaceen-Sehzellen intensiv studiert (Eguchi & Waterman 1976, 1979) und führte zu der Annahme, daß die multivesicular bodies aus dem bei Helladaptation verkleinerten Rhabdom Membranbestandteile endozytotisch aufnehmen und dabei eine Art Lysosomen-Funktion haben. Im Auge von muscoiden Fliegen scheint dieser Mikrovilli-Umbau weniger intensiv zu sein. Hier wurde bei Helladaptation ein anderer Organellen-Effekt beobachtet: Eine selektive Wanderung aller Sehzell-Pigmente zum Rhabdomer, während sie bei geringerer Helligkeit in der Sehzelle verstreut liegen (Kirschfeld & Franceschini 1969, Boschek 1971).

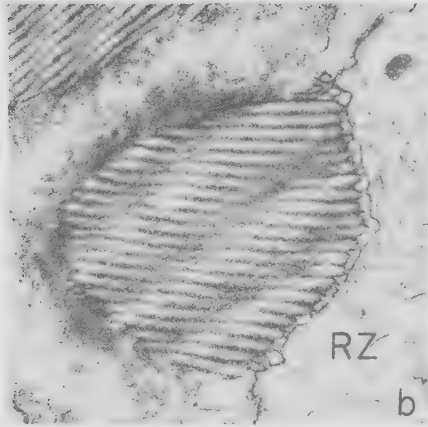


Abb. 5b: Einzelnes Rhabdomer (40 000 x). Die Mikrovilli entspringen mit einer basalen Verengung von der Sehzelle (RZ); an ihren Spitzen bildet das granuläre Material des Ommatidien-Lumens einen dichten Besatz.

4. Rhabdomer-Feinbau:

Das Rhabdomer einer Sehzelle wird durch eine dichte Packung von zahlreichen Mikrovilli gebildet, Vorstülpungen der Sehzelle von 0,5 bis 2 μm Länge (Trujillo-Cenoz 1972, Boschek 1971) in das extrazelluläre Zentral-lumen des Ommatidiums hinein, deren Längsachsen senkrecht zur Lichteinfallrichtung liegen. Die Ansatzstellen der Mikrovilli an der Sehzelle sind stark verengt (Abb. 5b); dadurch wird an der Mikrovillus-Basis der extrazelluläre Raum stark vergrößert, was für metabolische Vorgänge von Bedeutung sein könnte (Boschek 1971). Das aus der Gesamtheit der neben- und übereinanderliegenden Mikrovillischichten gebildete Rhabdomer ist etwa so lang wie ein Ommatidium (also ca. 2 - 300 μm), hat im Mittel einen Querschnitt von 0,5 - 1 μm^2 (Schmid 1979) und wirkt optisch als Lichtleiter. In Rhabdomer-Längsschnitten bilden die dichtgepackten, nun quergetroffenen Mikrovillus-Röhren ein wabenähnliches Muster; die Einzelröhren haben einen Innendurchmesser von 400 - 600 $\text{\AA}$ (Boschek 1971, Trujillo-Cenoz 1972, Chi & Carlson 1979) und sind vielfach durch einen extrazellulären Spalt von ca. 100 $\text{\AA}$ getrennt, dessen Flüssigkeit in vivo eine Bedeutung bei der Erregung der Sehzellmembran haben könnte (Trujillo-Cenoz 1972). Diese dreidimensionale Mikrostruktur der Rhabdomere wurde bereits in den ersten feinstrukturellen Arbeiten an Insektenaugen - trotz damaliger methodischer Schwierigkeiten - richtig erschlossen (Goldsmith & Philpott 1957, Wolken et al. 1957, Danneel & Zeutzschel 1957). Die moderne Hochauflösung läßt bei einem exakt quergeschnittenen

Mikrovillus erkennen, daß seine 65 Å dicke Begrenzungs-
membran im Mittel aus 40 aneinandergereihten globulären
Untereinheiten von je 43 Å Durchmesser gebildet wird
(Chi & Carlson 1979); über Doppelreihen solcher Globuli
können die Membranen benachbarter Mikrovilli stellenweise
direkt ineinander übergehen, was eine extrem feste Ver-
bindung der Mikrovillischichten im Rhabdomer bedingt.
Die Vermutung liegt nahe, daß es sich bei diesen Unter-
einheiten um Rhodopsin handelt, in Analogie zu den
"discs" der Vertebraten-Sehzelle, deren Membranen zu
85 - 90 % aus Rhodopsin bestehen (Carlson & Chi 1979).
Daß die Mikrovilli der Rhabdomere der Sitz der Photo-
pigmente sein müssen, wurde bereits durch frühere
elektrophysiologische (Eguchi et al. 1962) und mikro-
spektrophotometrische Untersuchungen gezeigt (Langer 1966,
Kirschfeld 1969). Die Gefrierbruch-Technik erlaubt die
direkte Darstellung von 2 verschiedenen Partikelpopulati-
onen an der Mikrovillus-Membran (Chi & Carlson 1979):
1) Auf der Membran-Innenseite sphärische, unregelmäßig
verteilte Partikel von 85 Å Durchmesser, bei denen es
sich mit großer Wahrscheinlichkeit um Rhodopsin-Dimere
handelt (Boschek & Hamdorf 1976, Chi & Carlson 1979);
2) auf der Membran-Außenseite elliptische (80 zu 250 Å),
in Reihen geordnete Partikel, die gespeicherte Vorstufen
von Rhodopsin sein könnten oder ein "Antennenpigment",
das das UV-Absorptionsmaximum der Sehzellen verursachen
soll (Kirschfeld et al. 1977).

C. Das Twisten der Sehzell-Mikrovilli und die
Fragestellungen der vorliegenden Arbeit

Erst in neuerer Zeit wurde eine weitere feinstrukturelle Eigenheit bei Insekten-Sehzellen entdeckt, die entscheidende funktionelle Konsequenzen hat: Die Drehung ("Twisten") der Richtung, in die die Mikrovilli-Längsachsen in verschiedenen Schichten eines Rhabdoms bzw. Rhabdomers zeigen. Vorher wurde generell angenommen, daß die Mikrovilli im Längsverlauf der untersuchten Rhabdome alle exakt parallel zueinander ausgerichtet sind (z.B. Langer 1967, Kirschfeld 1969, Snyder 1973, Burkhardt 1977). Auf eine leichte Mikrovillidrehung über die kurze Distanz von 20 - 30 μm wurde zuerst bei den ca. 250 μm langen Rhabdomen im Auge von Kleinlibellen hingewiesen (Ninomya et al. 1969). Hier sind in 3 Zonen jeweils verschiedene Sehzellen an der Rhabdombildung beteiligt. Da sich beim Übergang von der distalen zur mittleren Zone die Zusammensetzung des Rhabdoms ändert, müssen sich an der Übergangsstelle die Mikrovilli von 4 Sehzellen verdrehen; in allen anderen Ebenen bleiben sie jedoch konstant. Im Hymenopteren-Auge dagegen (Apis: Grundler 1974, Wehner et al. 1975, Wehner 1976; Myrmecia: Menzel & Blakers 1975; Bembix: Ribi 1978) drehen sich die Ommatidien mitsamt den Rhabdomen in ihrer Längserstreckung kontinuierlich in der Art einer Wendeltreppe; bei Apis verläuft die Drehung, mit einer Twistrate von 1 Grad pro μm , insgesamt um etwa 180 Grad. Bei Cataglyphis wurden nur "sprunghafte" Mikrovilli-Richtungsänderungen in einigen Augenbereichen festgestellt (ebenso bei Myrmecia: Menzel 1975), ansonsten kein kontinuierliches

Twisten (Räber 1979); dies scheint auch bei mehreren Sandwespen-Arten nicht aufzutreten - mit Ausnahme von *Bembix* - bei denen das Rhabdom ähnlich den Kleinlibellen zusammengesetzt ist (Ribi 1978).

Im Dipteren-Auge mit offenem Rhabdom twisten die einzelnen Rhabdomere in einer speziellen Art (*Calliphora*, *Drosophila*: Smola 1977, Smola & Tscharncke 1979). Die funktionelle Bedeutung dürfte bei den beiden Twist-Typen des Hymenopteren- und Dipteren-Auges die gleiche sein: Die Polarisationsempfindlichkeit der Sehzelle wird stark vermindert (McIntyre & Snyder 1978, Wehner 1976), die Absorptionseigenschaften für unpolarisiertes Licht dagegen werden verbessert (Smola & Tscharncke 1979).

In einer neueren Arbeit stellt Ribi (1979) an speziell orientierten Rhabdomer-Längsschnitten über einen relativ großen Bereich fest, daß die Mikrovilli überall quer getroffen sind, und kommt zu dem Schluß, die vorher beschriebenen Twiststrukturen - zumindest bei Biene und Fliege - seien als Artefakt anzusehen (Ribi 1979, 1980); ungünstige Fixierlösungen und mechanische Beschädigung der Augen beim Präparieren werden als Ursachen dieses Artefakts angeführt (Ribi, 1979).

Da die Richtigkeit dieser generellen Aussage aus einigen Gründen fraglich erschien, ergab sich zuallererst die Notwendigkeit, zumindest bei den hier verwendeten *Calliphorae* einen möglichen Zusammenhang des Rhabdomer-Twists mit Artefakten eindeutig auszuschließen und das Twisten als echtes Strukturmerkmal der Sehzellen nachzuweisen; entsprechende Experimente werden im ersten Teil dieser Arbeit beschrieben. Erst danach konnten sich einer genauen Untersuchung des

Twistsystems von peripheren wie zentralen Sehzellen weiterführende Fragestellungen anschließen: Ist das Twisten im Calliphora-Auge eventuell von bestimmten Parametern abhängig, z.B. Vitamin A-Gehalt der Larvennahrung oder Alter der Tiere? Gibt es individuelle oder geschlechtsabhängige Unterschiede bezüglich dieser Struktur? Ist das Twistsystem im Calliphora-Auge überall gleichartig, oder gibt es Augenbereiche mit speziellen Strukturen und Funktionen wie bei der Honigbiene (Wehner et al. 1975)? Gibt es Sehzellen, die aufgrund ihrer Feinstruktur als Polarisations-Analysatoren in Betracht kommen? Welche Bedeutung können die gefundenen Strukturen für Calliphora haben, und inwieweit treten diese oder ähnliche Strukturen auch im Auge anderer Dipteren auf?

II. Material und Methode

=====

1. Untersuchungsobjekte:

a) Für die Untersuchung am Auge von *Calliphora erythrocephala* (Diptera: Muscoidea, Calliphoridae) wurden, wenn nicht anders angegeben, 13 - 15 Tage alte Männchen aus der Zucht des Zoologischen Instituts München verwendet, deren Larven üblicherweise mit Rinderleber aufgezogen worden waren; zum Vergleich wurden auch einige Männchen mit Muskelfleisch als Aufzuchtfutter untersucht (geringer Vitamin A-Gehalt). Es wurden jeweils Ommatidien des rechten Auges (2 Kontrollen bestätigten identische Verhältnisse am linken Auge) in überlappenden Untersuchungsfeldern aus folgenden Bereichen untersucht: Gesamter Bereich der Augenmitte (dorsal und ventral des Äquators) von lateral bis zum frontalen Augenrand; Randbereich unmittelbar am Vertex sowie anschließender dorsaler Bereich von ca. 30 Ommatidienreihen (dorso-frontal, dorso-lateral und parietal, vgl. Abb. 28).

b) Vergleichende Untersuchungen wurden am mittleren Bereich des rechten Auges eines 15 Tage alten Männchens von *Musca domestica* (Diptera: Muscoidea, Muscidae) durchgeführt. Dafür wurde ein Präparat verwendet, das Herr Dr. Ribí vom MPI für biologische Kybernetik in Tübingen freundlicherweise zur Verfügung stellte. Dieses Präparat war zur Herstellung von Längsschnitten eingebettet worden (s. Ribí 1978) und wurde so umgebettet, daß die darin

enthaltenen 15 - 20 Ommatidien exakt quergeschnitten werden konnten.

c) Untersuchung an Tabaniden: Aus einem Bereich in der Augenmitte von *Chrysops caecutiens* (Weibchen, rechtes Auge) und *Haematopota pluvialis* (linkes Auge, Weibchen) wurde jeweils die Verteilung der Ommatidien mit verschiedenen zentralen Sehzellen ermittelt (vgl. Abb. 43-45). Die Tiere wurden in den Isarauen nördlich Münchens gefangen.

2. Präparation:

Die Präparation erfolgte stets so, daß ein Stück des Thorax mit daransitzendem Kopf in eisgekühltem Fixans abgetrennt und 20 - 30 min bei 2°C vorfixiert wurde. Dann wurde der Kopf abgelöst, median halbiert und die Mundwerkzeuge abpräpariert. Die Weiterfixierung in frischer Lösung dauerte meist 2 - 4 h, teils auch über Nacht. Die Augenkapsel blieb jeweils völlig unberührt.

3. Fixiermethoden:

a) Primärfixation mit 5% Glutardialdehyd (GA), frisch angesetzt durch Verdünnung aus 70%iger Stammlösung, in Phosphatpuffer nach Sörensen (Glauert 1975): pH 7,3/ 820 mosmol. Fixierzeit 2,5 h bei 2°C. Kurzes Waschen in Puffer, dessen Osmolarität mit D-Glucose dem Primärfixans angeglichen war. Sekundärfixation mit 2% Osmiumtetroxid in Sörensenpuffer: 2 h bei 2°C (Osmolarität der Lösung mit NaCl auf ca. 400 mosmol eingestellt, Zusatz von 3 mMol Mg^{++}).

b) Primärfixation mit einem Gemisch aus 4% frisch gelöstem Paraformaldehyd (PA) und 1,25% Glutardialdehyd (GA) in Phosphatpuffer nach Millonig (Glauert 1975; Fixiermethode etwas modifiziert nach Trujillo & Melamed 1978): pH 7,2/ ca. 1500 mosmol; mit 5 mMol Mg^{++} . Durch eine spezielle Vorbehandlung der noch lebenden Fliegen in Anlehnung an Wigglesworth (1950) sollte eine weitgehende Substitution der Luft in den Tracheen durch Wasserstoff erzielt werden (wiederholte geringfügige Evakuierung + Wiederherstellung des Atmosphärendrucks mit H_2); die Fliegen wurden in dem Exsikkator mit H_2 -Atmosphäre in Pufferlösung getaucht, dann herausgenommen und rasch in eisgekühlte Fixierlösung überführt. Das in normaler Atmosphäre relativ sehr schnell aus den Tracheen abdiffundierende H_2 sollte bewirken, daß das Fixans weit in Tracheen und Tracheolen vordringen und dadurch sofort in direkte Nähe der interessierenden Ommatidien im Komplexauge gelangen konnte. Die ganzen Fliegen wurden anschließend 30 min bei 2°C vorfixiert, dann kleinpräpariert und in frischer Lösung weitere 3 h fixiert. Nach kurzem Pufferwaschen erfolgte die Nachfixierung mit 2% Osmiumtetroxid in Millonig-Puffer.

c) Primärfixation mit 1/2 Karnovsky (nach Glauert 1975): 2% frisch gelöstes Paraformaldehyd (PA) + 2,5% Glutardialdehyd (GA), verdünnt aus 70%iger Stammlösung, in Millonig-Puffer mit 1,2% D-Glucose und 0,01% $MgCl_2$: pH 7,3/1160 mosmol. Fixierzeit 3-4 h bei 2°C. Nachfixierung mit 2% Osmiumtetroxid in Millonig (mit Mg^{++} und Glucose), 2h bei 2°C.

d) Fixation genau nach Angaben von Ribi (1978, 1979). Hier wurde bei einigen Fliegen, wie von Ribi (1979) angegeben, die Cornea am Augenrand mit abgeätzten Wolframdrahtspitzen (ca. 10 μm Spitzendurchmesser) perforiert.

4. Gezielte mechanische Beschädigung der Augenkapsel:

Mit einem über einen Mikromanipulator geführten, oszillierenden Rasierklingen-Splitter (sinus 200 Hz) wurde in der Mitte des rechten Auges von 3 Calliphora-Männchen eine Kalotte von definierter Größe abgeschnitten (ca. 20 x 20 Facettenreihen, vgl. Abb. 10). Noch während des Schnitts wurde die entstehende Öffnung mit einem Tropfen Fixierlösung (3.c) bedeckt. Sofort anschließend erfolgte die weitere Präparation.

5. Einbetten und Schneiden:

Die weitere Behandlung war bei allen Methoden identisch: Nach der Osmium-Fixation Entwässerung über eine verkürzte Äthanol-Reihe und Einbettung über Propylenoxid oder Aceton als Übergangsmedium in Durcupan ACM oder Araldit M (Fluka/Buchs, Schweiz). Mit einem LKB Ultratome III und Glasmessern wurden ultradünne (silber-gold, ca. 600 - 900 Å) Ommatidien-Querschnitte in Intervallen von 5, 10 oder 20 μm hergestellt; die dazwischenliegenden Bereiche wurden semidünn geschnitten (1 μm) und zur lichtmikroskopischen Untersuchung mit Toluidinblau gefärbt. Die Ultradünnschnitte wurden mit 1,2% Uranylacetat in 10% Äthanol (20 - 30 min) und mit Bleizitrat (2 - 3 min) nach Venable & Coggeshall (1965) gegenkontrastiert. Die Schnitte wurden

mit einem Zeiss EM 9A ausgewertet und fotografiert.

6. Orientierungs-Verfahren zum Verfolgen einzelner Ommatidien:

Das Zutrimmen der Epoxy-Blöcke wurde mit einer Reichert-
Trimmfräse vorgenommen, die die reproduzierbare Her-
stellung exakt paralleler Pyramidenkanten unter Binokular-
Beobachtung mit Orientierungshilfe (Okular-Raster) ermög-
licht. Die Pyramidenseiten mit einem Neigungswinkel von
 45° wurden so gefräst, daß eine trapezoide Schnittfläche
entstand, deren Form ein zweifelsfreies Erkennen der
jeweiligen Schnittkanten gestattete. Vor dem Trimmen war
die vom Einbettmittel freigelegte Augenoberfläche (vgl.
Abb. 10a) in einem markierten Augenbereich angeschnitten
worden, wobei zunächst ovale Schnitt-Kalotten von $1\text{ }\mu\text{m}$
Dicke entstanden (Abb. 10c). In deren Zentrum wurde dann
im Lichtmikroskop ein Bereich mit gut quergeschnittenen
Ommatidien ausgewählt, was sich an der Form der ange-
schnittenen Pseudoconi beurteilen ließ; danach wurde der
Epoxyblock entsprechend zugetrimmt. Dabei wurden Ober-
und Unterkante der entstehenden Pyramide so gelegt, daß
sie zu einer der 3 Augen-Achsen parallel verliefen (meist
zur z-Achse). Sämtliche Semidünnschnitte von je $1\text{ }\mu\text{m}$
Dicke wurden aufgenommen und so auf Objektträger aufge-
zogen, daß ihre Reihenfolge vom distalen bis zum proxi-
malen Ommatidienbereich sowie die Lage der in regelmäßigen
Intervallen hergestellten Ultradünnschnitt-Serien
rekonstruierbar waren; dadurch konnte die Länge eines
bestimmten Ommatidiums mit einer Genauigkeit von $\pm 1\text{ }\mu\text{m}$
angegeben werden.

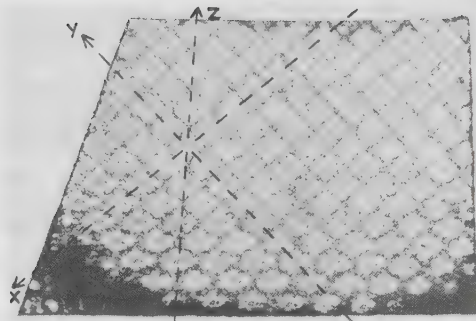


Abb.6: Beispiel für einen zur Orientierung verwendeten 1 μm -Semidünnschnitt mit eingezeichneten Koordinatenachsen. Schnittober- und Unterkante sind etwa parallel zur Dorso-ventral-Richtung des Auges (LM, ca. 450 x).

Etwa alle 5 μm wurden die gefärbten Semidünnschnitte fotografiert (Zeiss-Fotomikroskop) und in die vergrößerten Fotografien der Verlauf von x/y/z-Achse eingezeichnet (Abb. 6); anhand dieser Koordinaten konnte am EM jedes Ommatidium in einem korrespondierenden Ultradünnschnitt sicher aufgesucht und identifiziert werden. Jede Veränderung der Schnittfläche (durch zunehmende Verbreiterung der Pyramide und deshalb nötiges Kleinertrimmen) konnte so einbezogen werden, die Orientierung blieb trotzdem erhalten. Die Korrektheit dieser Methode konnte meist zusätzlich an zufälligen Markern im Schnitt überprüft werden: Ommatidien mit anomaler Rhabdomerzahl (Beispiel: Abb. 32a); Zusammenlaufen von 2 Ommatidien-Reihen, sog. "Fehlstellen"; irregulärer Äquatorverlauf. Das Auftreten solcher Irregularitäten der Ommatidienreihen bedingte oft mit zunehmender Schnitt-Tiefe eine Verkrümmung der distal immer geraden Augen-Achsen, besonders bei großen Schnittflächen (s. Abb. 31). Dies hätte einen systematischen Fehler bei der auf die z-Achse bezogenen Messung der Twistwinkel (s. folgender Abschnitt) verursachen können. Deshalb wurde eine der 4 Schnittkanten senkrecht getrimmt und dann konstant belassen. Die Veränderungen der z-Achse gegenüber dieser konstanten Kante wurden in den jeweiligen Tiefen gemessen und die ermittelten Twistwinkel um einen entsprechenden Betrag korrigiert; dieses Verfahren war insbesondere für die Winkelmessung bei den mechanisch beschädigten Augen (s. oben) mit erheblichen Verzerrungen der Augen-Achsen (vgl. Abb. 10) eine notwendige Voraussetzung.

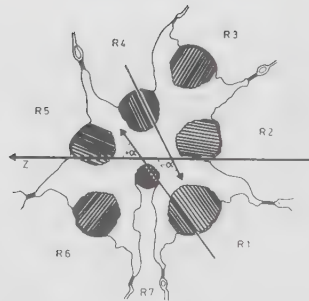


Abb.7a: Nachzeichnung eines Ommatidienquerschnitts (rechtes Auge, Dorsalhälfte). Die Richtung der z-Achse ist angegeben. Die Richtungspfeile der Mikrovilli von den peripheren Rhabdomeren weisen ins Zentrum des Ommatidiums; der Winkel, den sie jeweils relativ zur Z-Achse bilden, ist der (positive oder negative) Wert des Twistwinkels α .

7. Verfahren zum Messen des Twistwinkels α der Rhabdomere:

Um aus den Ommatidienquerschnitten die jeweilige Mikrovilli-Richtung der einzelnen Rhabdomere entnehmen zu können, wurde parallel zur Mikrovillus-Längsachse ein Richtungspfeil gelegt, der von der entsprechenden Retinulazelle aus ins Zentrum des Ommatidiums zeigt (Abb. 7a). Dieser Pfeil bildet mit einer tiefenunabhängigen Bezugsachse (korrigierte z-Achse, die von der Frontal- zur Caudalseite des Fliegenauges verläuft (Braitenberg 1970), je nach seiner Richtung, einen positiven oder negativen Winkel α (vgl. Abb. 7a). Dieser Winkel α ändert sich mit zunehmender Tiefe unter dem Pseudoconus (PC) durch das Twisten der Rhabdomere in systematischer Weise. Trägt man den Winkel α gegen die zunehmende Tiefe unter dem PC auf, so erhält man eine Kurve, die den Twistverlauf für ein Rhabdomer quantitativ wiedergibt (Twistkurven in Abb. 9,16,23,25,27).

8. Dreidimensionale Rekonstruktion eines twistenden Rhabdomers nach elektronenmikroskopischen Serienschnitten:

Ultradünne Querschnitte eines bestimmten Ommatidiums in Abständen von 5 - 10 μm wurden fotografiert; in die EM-Fotos wurde eine Parallele zur z-Achse eingezeichnet, die durch den Mittelpunkt des zentralen Rhabdomers läuft. Für die Rekonstruktion wurde angenommen, daß das zentrale Rhabdomer geradlinig von distal nach proximal verläuft. Die so vorbereiteten EM-Fotos wurden stark nachvergrößert, und Umriß von Sehzelle und Rhabdomer, Mikrovilli-Richtung, Verlauf der z-Achsen-Parallelen sowie Lage des zentralen

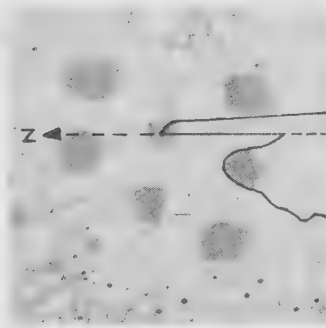


Abb.7b: Ommatidienquerschnitt aus der Ventralhälfte des rechten Auges (TEM, 7000 x). Der Umriß eines Zeichenkartonstückes, wie sie zur räumlichen Rekonstruktion verwendet wurden, ist eingetragen; die montierten Stücke sind in Abb. 19 zu sehen. Das Verbindungsstück zwischen R2 und R7 wurde zur Orientierung benutzt und nach der Montage entfernt.

Rhabdomer-Mittelpunktes wurden jeweils auf Zeichenkarton übertragen (Abb. 7b). Die ausgeschnittenen Zeichenkartonstücke wurden in entsprechendem Abstand an einer Holzleiste so montiert, daß sowohl die aufgezeichneten z-Achsen als auch die markierten Mittelpunkte des zentralen Rhabdomers jeweils geradlinig untereinander lagen (vgl. Abb. 20); erst nach der Fixierung wurde die Hilfskonstruktion entfernt. Durch diese Übertragung aus den EM-Fotos ergab sich die ortsrichtige Lage der jeweiligen Sehzellvorsprünge und Rhabdomere im Modell (Abb. 19), das original eine Größe von 80 cm hat. Die Länge des so rekonstruierten Rhabdomers ist etwa im Verhältnis 1:10 gestaucht. Nach dieser Montage wurde ein Modell aus Ton geformt (Abb. 19).

9. Ermittlung von Querschnitt und Volumen bei den zentralen Rhabdomeren:

EM-Fotos von Ommatidien-Querschnittserien wurden stark nachvergrößert (ca. 12 x), und die Umrisse der interessierenden zentralen Rhabdomere auf eine einheitliche Sorte von Fotopapier (hohes spezifisches Gewicht) übertragen. Um Flächen und Volumina genauer ermitteln zu können, wurde das zentrale Rhabdomer in einzelne Zylinder-Abschnitte mit jeweils einheitlichem Querschnitt unterteilt. Die aufgezeichneten Rhabdomer-Querschnitte wurden ausgeschnitten und mit einer Analysenwaage gewogen. Um aus diesen Relativwerten absolute Flächenangaben zu erhalten, wurde auch die Fläche von $1 \mu\text{m}^2$, die sich bei oben verwendeter Gesamtvergrößerung ergibt, auf gleichem Fotopapier aufgezeichnet und gewogen. Durch Division war dann aus den

relativen Gewichten die jeweilige Fläche eines Rhabdomerstückes in μm^2 zu errechnen (diese Methode wurde bereits von Schmid (1979) verwendet, hier liegt auch eine Fehlerabschätzung vor).

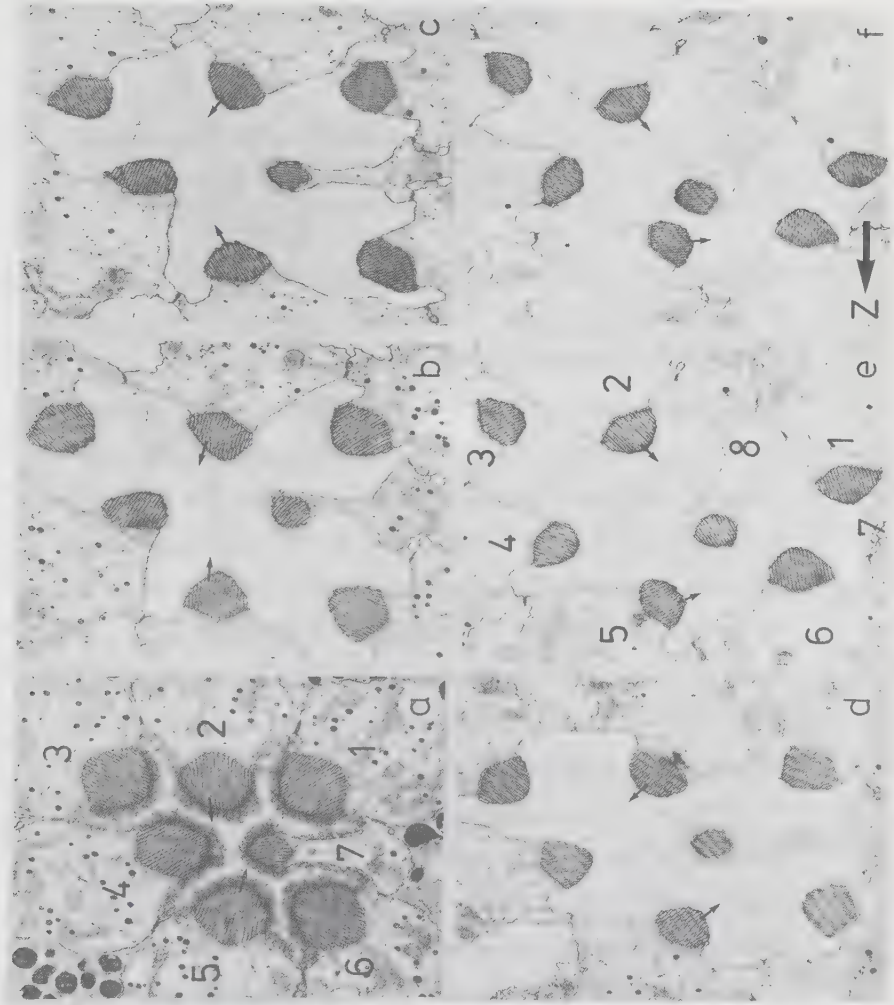


Abb.8: Twistverlauf der peripheren Rhabdomere R1-6 beim Calliphora-Männchen. Die Serie von Querschnitten stammt von einem identischen Ommatidium (Dorsalteil des rechten Auges, Äquatornähe) aus verschiedenen Tiefen proximal des Pseudoconus: 8a: 3 μm ; 8b: 44 μm ; 8c: 112 μm ; 8d: 155 μm ; 8e: 197 μm ; 8f: 221 μm . Die Richtung der z-Achse und die Vergrößerung (5600 x) ist für alle Bilder gleich. 8b+c distale, 8d mittlere und 8e+f proximale Twistphase (s. Abb. 9).

III. Ergebnisse

=====

A. Nachweis, daß das Twisten der Sehzell-Rhabdomere kein Artefakt, sondern eine in-vivo-Struktur darstellt

1. Der Twistverlauf bei den peripheren Sehzellen R1-6 von Calliphora:

Der für die Rhabdomere der peripheren Sehzellen R1-6 (Nummerierung nach Dietrich 1909) typische Twistverlauf geht aus Abbildung 8 hervor. Die gezeigten Querschnitte stammen aus verschiedenen Tiefen proximal des Pseudoconus von ein und demselben Ommatidium im rechten Auge oberhalb des Äquators. Im distalen Ommatidienbereich (Abb. 8a) haben die Mikrovilli der Rhabdomere eine typische Ausrichtung, die auch von anderen Autoren beschrieben wurde (z.B. Danneel & Zeuttschel 1957; Fernández-Morán 1958; Langer 1967; Kirschfeld 1969; Seitz 1971; Boschek 1971): Die Mikrovilli der Zellpaare R1+4, R2+5 und R3+6 sind jeweils parallel zueinander ausgerichtet; alle Richtungspfeile der Mikrovilli (vgl. Abb. 7a) zeigen etwa in das Zentrum des Ommatidiums. Diese Anordnung verändert sich mit zunehmender Tiefe unter dem Pseudoconus (PC): Die Richtungspfeile von R1,2,3 drehen sich im distalen Drittel der Rhabdomere im Uhrzeigersinn, die von R4,5,6 entgegen dem Uhrzeigersinn (Abb. 8a,b,c; für das linke Auge würde wegen der Spiegelsymmetrie jeweils der umgekehrte Drehsinn gelten). Am Ende dieses distalen Drittels bilden die Rhabdomere eine Anordnung, die in Abb. 8c zu sehen ist.

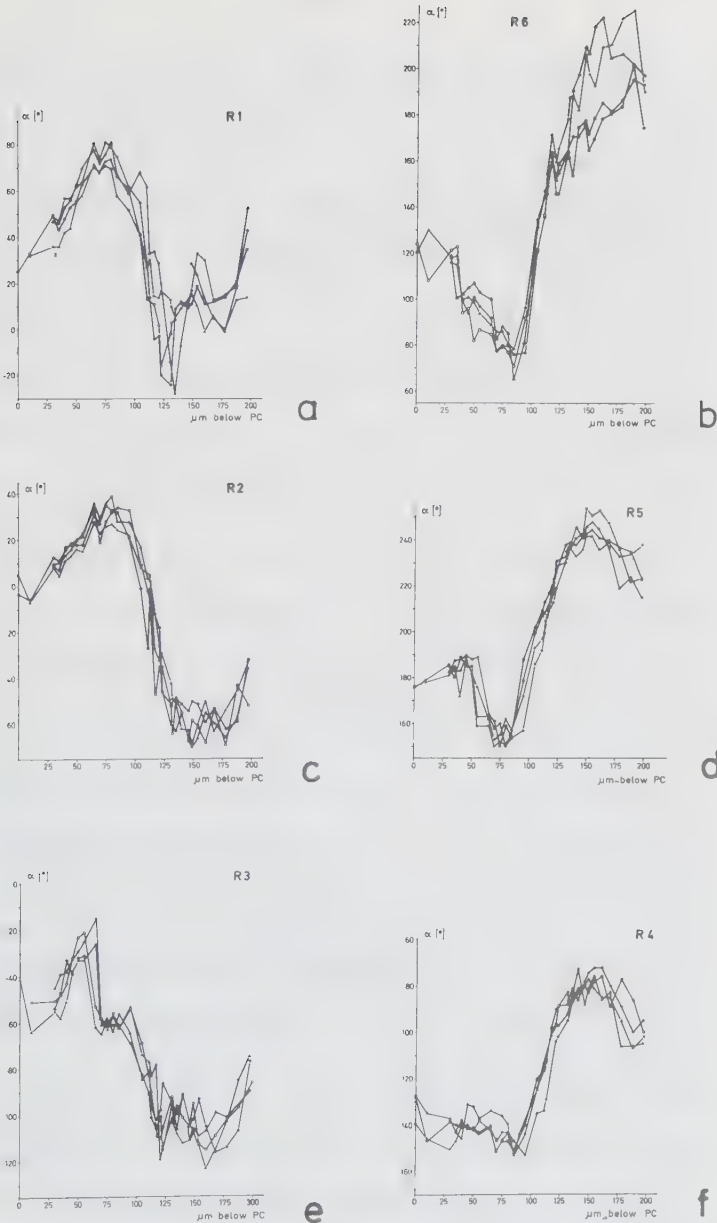


Abb.9: Twistkurven der peripheren Rhabdomere von *Calliphora*.
Abszisse: Schnitttiefe proximal des Pseudoconus (PC);
Ordinate: Twistwinkel α . Um das spiegelbildliche Twisten gegenüberliegender Rhabdomere zu verdeutlichen, wurden die entsprechenden Kurven nebeneinander angeordnet.

Ab hier kehrt sich der Drehsinn um; im mittleren Rhabdomerbereich drehen sich die Richtungspfeile der Mikrovilli von R1,2,3 nun entgegen, die von R4,5,6 im Uhrzeigersinn (Abb. 8d,e). Sie nehmen dabei vorübergehend wieder die Stellung ein, die sie im distalen Rhabdomerbereich besaßen (z.B. die Rhabdomerpaare R1+4 und R3+6 in Abb. 8d). Durch die weitere Drehung der Richtungspfeile in die nämliche Richtung wird etwa am Beginn des proximalen Rhabdomertrittels eine Anordnung erreicht, wie sie Abb. 8e,f zeigen. Hier ändert sich der Drehsinn der Richtungspfeile nochmals: im proximalen Drittel des Rhabdomers drehen sich die Richtungspfeile von R1,2,3 wieder im Uhrzeigersinn, die von R4,5,6 entgegengesetzt dem Uhrzeigersinn. Dabei können häufig die Richtungspfeile am basalen Ende der Rhabdomere fast wieder ihre distale Lage erreichen.

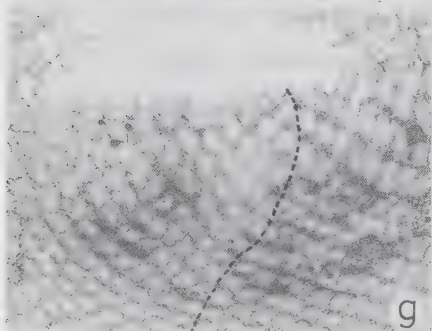
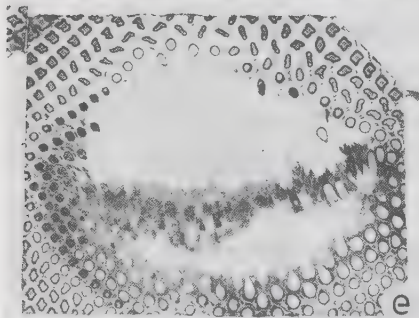
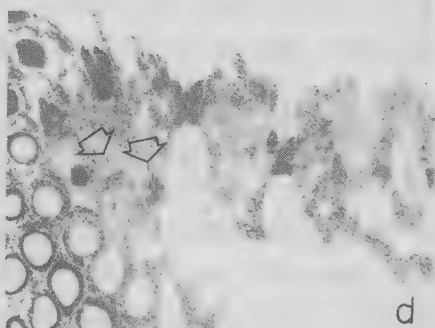
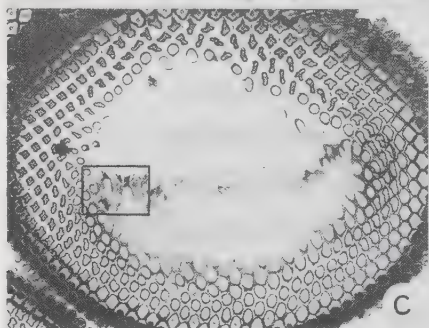
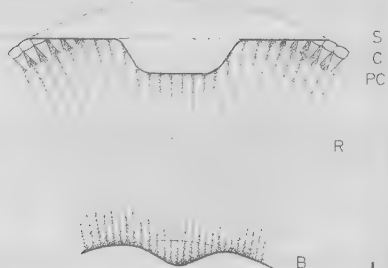
Der genaue Zusammenhang zwischen der Mikrovillirichtung der Sehzellrhabdomere R1-6, bezogen auf die z-Achse, und der Tiefe unter dem PC geht aus den entsprechenden Twistkurven in Abb. 9 hervor. Der Symmetriepunkt aller Kurven R1-6 befindet sich bei ca. 120 µm unter dem PC. Er liegt stets ungefähr in der Tiefe, in der das zentrale Rhabdomer von R7 auf R8 übergeht. Die in Abb. 9 gegenübergestellten Kurven zeigen außerdem, daß die Sehzellgruppe R1-3 spiegelbildlich zur Gruppe R4-6 twistet. Beide Gruppen stehen sich auch im Ommatidium gegenüber.

Um den typischen Twistverlauf zu verdeutlichen, wurde aus den 4 Einzelmeßwerten für R2 in Abb. 9c eine Mittelwertkurve gebildet und in Abb. 16a aufgetragen. Mit dieser Twistkurve sollen entsprechende Kurven verglichen werden,

die mit andersartigen Präparations- und Fixationsverfahren gewonnen wurden.

2. Der Einfluß einer starken mechanischen Beschädigung der Ommatidien vor der Fixation auf den Rhabdomertwist:

Um zu überprüfen, ob eine Beschädigung der Augenkapsel einen Einfluß auf die Rhabdomerstrukturen besitzt (Ribi 1979), wurde bei 3 Calliphora-Männchen jeweils in der Mitte des rechten Auges in vivo eine Kalotte abgekappt (Abb. 10a,b), die etwa 20 x 20 Facettenreihen bedeckt (Abb. 10c). Diese Mindestgröße gewährleistete, daß die Ommatidien im Zentrum der Schnittfläche proximal ihres Conus, im Rhabdomerbereich, geschnitten wurden (Abb. 10b). Abbildung 10c, ein distaler lichtmikroskopischer 1 µm-Schnitt, zeigt die so entstandene Schnittfläche, die sofort nach dem Abkappen mit Fixierlösung (1/2 Karnovsky) überdeckt wurde; ansonsten trocknete die Schnittstelle innerhalb sehr kurzer Zeit durch Verdunsten und erhebliche proximalwärts gerichtete Zirkulation der Hämolymphe aus. Bereits in vivo konnte im Binokular beobachtet werden, daß sich die Mitte des Schnittbereichs nach proximal absenkte (wie spätere Serienquerschnitte ergaben, um etwa 40 - 60 µm) in Verbindung mit einer proximalen Ausdellung der Basalmembran (vgl. Abb. 10b). Dabei wurde ein Teil der Ommatidienreihen am Schnitttrand mit zugehörigen Pigmentzellen distal losgerissen und kippte über die mittleren Ommatidienstümpfe (Anschnitte dieser schräg liegenden Randoommatidien sind in Abb. 10 d,e,f zu erkennen). Ansonsten schienen die im Binokular als dunkles Gitterwerk



gut sichtbaren Pigmentzellen einen relativ guten Halt für die Ommatidien zu gewährleisten. Bei geeigneter Beleuchtung waren auch die Rhabdomerreflexe der zentral liegenden Ommatidien, deren Conus völlig abgetrennt war, als trapezförmig angeordnete Lichtpunkte zu erkennen.

Von den mechanisch beschädigten Augen wurden licht- und elektronenmikroskopische Querschnittserien angefertigt, die jeweils das gesamte Schnittareal sowie angrenzende Augenbereiche umfaßten (Abb. 10e, 11a). Dabei zeigte sich, daß die Augenkapsel in vivo durch den Turgor des gesamten darin befindlichen Gewebes offensichtlich unter einer

Abb. 10: Abkappen einer Augenkapsel.

10a: Fotografie des eingebetteten Auges vor der weiteren Untersuchung. Die helle Zone in Augenmitte umgrenzt das gesamte Schnittareal, die dunkle entspricht etwa dem Mittelteil mit abgesunkenen Ommatidien.

10b: Skizze der abgekappten Kapsel mit abgesunkenem Trichter im Zentrum. S = Schnittlinie der Rasierklinge, C = Cornea, PC = Pseudoconi, R = Retina, B = Basalmembran. Semidünnschnitt in Höhe von S =

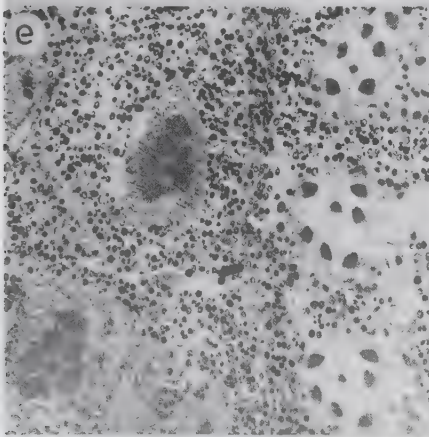
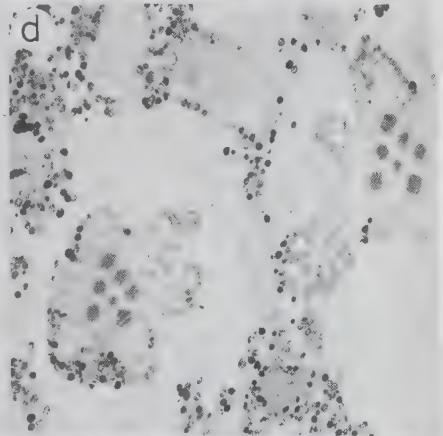
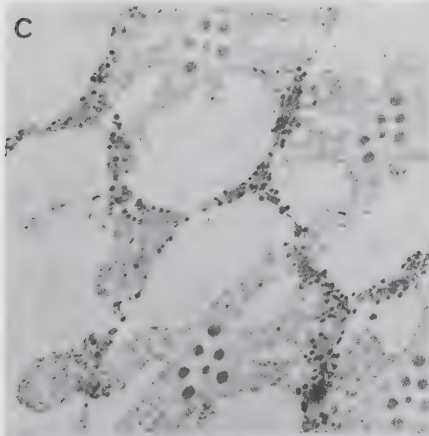
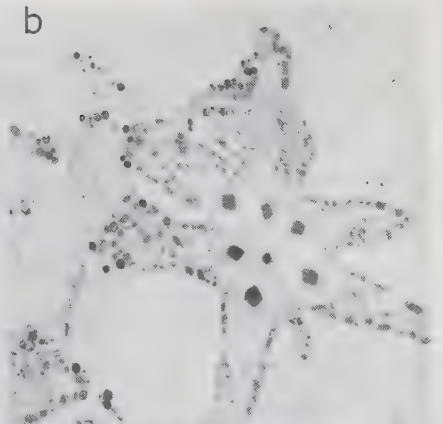
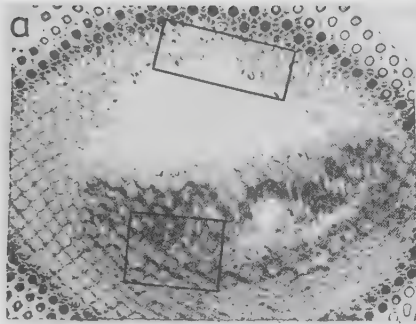
10c: (LM, 400 x), die leere Fläche entspricht dem zentralen Trichter von 10b. Eingezeichneter Ausschnitt, 4 µm tiefer =

10d: (750 x); Pfeile: 2 im Rhabdomerbereich gekappte Ommatidien tauchen unter dem Zellmaterial von Pigmentzellen auf, rechts daneben 2 Pseudoconi von schrägliegenden, gekippten Ommatidien. Weitere 3 µm tiefer =

10e: (300 x, zugetrimmter Semidünnschnitt): Das Band zwischen den Pfeilen besteht aus umgekippten, schrägliegenden Ommatidien, unter denen ca. 20 µm tiefer die im Rhabdomerbereich gekappten Ommatidienstümpfe erscheinen = Umgrenzter Bereich in

10f: (500 x); der Teil rechts daneben ist noch leer oder von schrägliegenden Ommatidien überdeckt. Nach weiteren 40 µm sind alle abgesunkenen Ommatidien vorhanden =

10g: (500 x). Der Äquatorverlauf ist angegeben; die leere Zone im oberen Bildteil entstand durch ein Auseinanderklaffen, sie schließt sich weiter proximal, ohne daß neue Ommatidien hinzukommen.



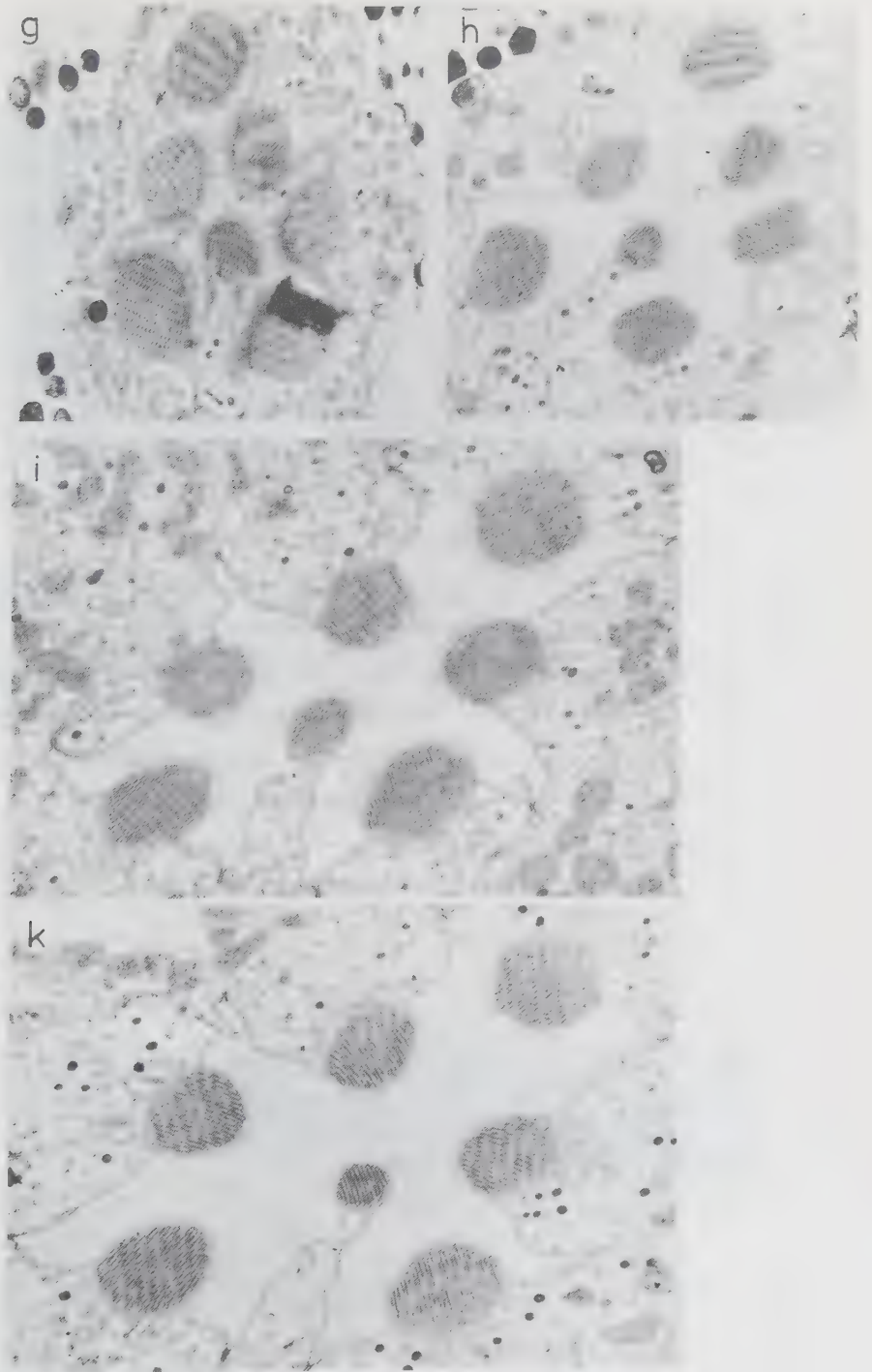
gewissen Spannung stand; diese bewirkte, daß die distalen Schnittränder an der Augenoberfläche weit auseinandergezogen wurden. Zusammen mit dem Absinken der gekappten Ommatidienreihen im Zentrum entstand so eine Art Trichter (Abb. 10b), der sich erst etwa 130 µm proximal der Augenoberfläche wieder zu kontinuierlichem Gewebe schließt (Abb. 10 c-g). Im Gefolge des Augeneinschnittes müssen am Rand der Schnittstelle und in einigen Augenbereichen daneben (s. z.B. Abb. 11a, oben) relativ starke Scherkräfte gewirkt haben, da hier - nicht im abgesunkenen Zentrum - die meisten Pigment- und Sehzellzerstörungen auftraten. Viele Ommatidien erscheinen hier in eine Richtung gezerzt und deformiert (Abb. 11b,c); das Plasma der zugehörigen Sehzellen wurde offenbar durch das Auseinanderklaffen der Schnittränder aufgerissen, in die Länge

Abb.11: TEM von mechanisch stark beschädigten Ommatidien:
11a: Überblick über das Schnittareal (LM, 300 x), mit eingezeichneten Ausschnitten; aus dem oberen Bereich stammen die EM-Fotos von 11b-d, aus dem unteren die Bilder 11e-i.
11b (2900 x), 11c (1500 x): Beispiele für starke Zerreißen von Retinula- und Pigmentzellen am Schnittrand; das Zellstück mit Kern in 11c (links unten) wurde von einer Sehzelle am gegenüberliegenden Schnittrand abgerissen. Die Rhabdomer-Konfigurationen sind dennoch unbeeinträchtigt.
11d (2100 x): Völlig losgelöstes Ommatidium (links), das sich aber nicht verdreht hat im Vergleich zu Ommatidien im Zellverband (rechts).
11e (2200 x): Die Ommatidien links im Bild sind mitsamt den Pigmentzellen abgesunken und hier deshalb ca. 30-40 µm distaler angeschnitten als die nicht abgesunkenen Ommatidien rechts.
11f (20 000 x): Gekappter Ommatidienstumpf, der im Bereich der Rhabdomerkrappen durch die Rasierklinge abgeschnitten wurde; Die Mikrovilli von 2 Rhabdomeren sind beschädigt, die Rhabdomer-Konfiguration ist aber unverändert.

gezogen und so als ausgedehnter Strang mit Mitochondrien darin fixiert (Abb. 11c). Dabei blieb jedoch die durch Desmosomen verfestigte Konfiguration der Retinulazellen (vgl. Abschnitt I. 3) fast stets erhalten (z.B. Abb. 11b-f), ebenso die Anheftpunkte der Retinulazellen an den Reststücken der sekundären Pigmentzellen (Abb. 11b,c). Der feinstrukturelle Zustand dieser Bereiche hat Ähnlichkeit mit den unter H_2 -Atmosphäre präparierten Augen (Abb. 13).

An einigen Stellen des Schnitttrandes wurden einzelne Ommatidien ganz aus dem Verband der umgebenden Pigmentzellen herausgetrennt und stehen völlig frei (Abb. 11d). Nach der Vorstellung von Ribi (mdl. Mitt.) sollen sich solche aus der Halterung der Pigmentzellen gelösten Ommatidien im Fliegen- und Bienenauge verdrehen und dadurch eine Art Twisten verursachen. In den Calliphora-Augen mit Kalottenschnitt haben die Sehzellen von derartig freien Ommatidien jedoch immer ganz genau die Ausrichtung wie bei benachbarten Ommatidien, deren langgedehnte Sehzellen noch an den Pigmentsaum angeheftet sind (Abb. 11d), und stimmen in ihrer Richtung ebenso mit Sehzellen aus Bereichen außerhalb der Schnittzone überein, deren Pigmentzellverband noch völlig vorhanden ist.

Die Sehzellrhabdomere selbst sind aber auch nicht, wie Kirschfeld als Artefakt-Ursache annimmt, in vivo vorgespannt, so daß eine immanente Verdrillung durch diese Spannung der intakten Zelle aufgehoben wird und deshalb die Rhabdomere in vivo nicht twisten; bei ungleichmäßiger Schrumpfung der Zellen durch zu langsame Fixation oder bei mechanischer Beschädigung soll dann diese Spannung



nachlassen und das Rhabdomer in seine präformierte Drehstellung übergehen (Kirschfeld, mdl. Mitt.): Bei den Sehzellen im Zentrum des Augenschnitts, die im Bereich der Rhabdomerkappen und proximal davon durch die Rasierklinge abgekappt wurden (vgl. Abb. 10b), war eine solche Vorspannung der Rhabdomere zwischen den Fixpunkten Pseudoconus und Basalmembran mit Sicherheit aufgehoben. Dennoch zeigen all diese Rhabdomere (Abb. 11g,h,i) die für den distalen Bereich typischen Mikrovilli-Richtungen (Abb. 11k), die bereits im ersten Abschnitt (vgl. Abb. 8a) beschrieben wurden.

Diese Feststellung wurde durch die Auswertung des Twistverlaufs bei 4 nebeneinanderliegenden, abgekappten Ommatidien im Schnittzentrum bestätigt (Abb. 16b). Vergleicht man den Rhabdomertwist bei diesen Ommatidien (als Beispiel R2 in Abb. 16b) mit dem Twisten bei mechanisch unbeschädigten Ommatidien (R2 in Abb. 16a, Mittelwertkurve), so zeigt sich, daß die distale starke mechanische Beschädigung keinen Einfluß auf den quantitativen Twistverlauf entlang der übriggebliebenen Sehzellstümpfe hat.

Abb.11g (12 400 x), 11h (12 800 x) und 11i (14 500 x): Beispiele für Ommatidienstümpfe, deren Rhabdomere im Distalteil durch die Rasierklinge abgeschnitten wurden; die Mikrovillirichtungen stimmen mit denen bei ungekappten Ommatidien außerhalb des Schnittareals überein (Abb.11k, 14 500 x).

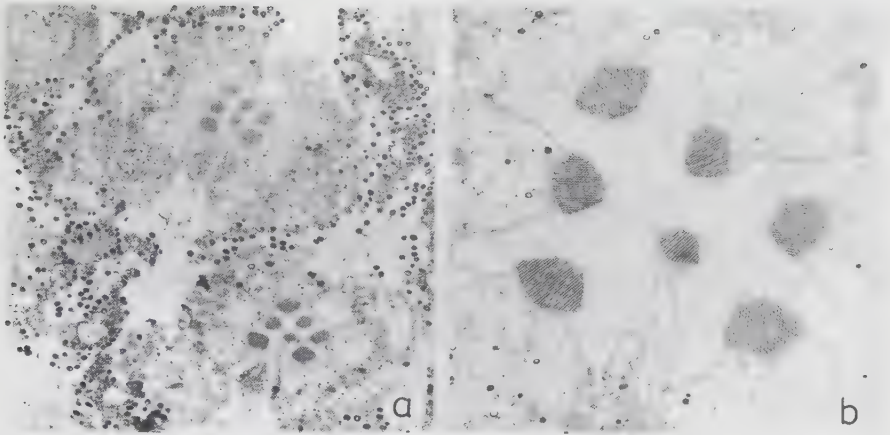


Abb.12: Fixierung mit GA

12a (3000 x): Typische Gewebe-Erhaltung. Die Pigmentzellen sind nur in Resten vorhanden, die Sehzellen zeigen teilweise erhebliche Autolyse-Vakuolen.

12b (10 500 x): Die Organellen und Rhabdomere der Sehzellen sind gut erhalten.

3. Der Einfluß verschiedener Fixiermethoden auf den Rhabdomertwist:

a) Fixierung mit 5% GA (II. 3a)

Abb. 12 gibt ein Beispiel für den typischen Erhaltungszustand von Zellen im Fliegenauge, die mit GA fixiert wurden: Die sekundären Pigmentzellen, die die Ommatidien begleiten, sind distal mittelmäßig, proximal sehr schlecht erhalten. Sie sind in jedem Falle stark geschrumpft und autolytisch, so daß zwischen den Ommatidien teilweise sehr große artifizielle Hohlräume entstehen. Die in vivo in die Pigmentzellen eingebetteten Tracheolen (vgl. Abb. 14b,d) stehen bei GA-fixierten Augen häufig als freie Röhren in diesen Hohlräumen. Auch die Retinulazellen selbst zeigen autolytische Vakuolen, die sich oft im proximalen Ommatidienteil häufen - das relativ langsam eindringende GA scheint hierher zuletzt zu gelangen. Typisch für die GA-Fixierung ist aber andererseits auch die sehr gute Darstellung und Erhaltung von Grundplasma und Organellen der Sehzellen, insbesondere auch ihrer Mikrovilli (Abb. 12b). Bei Augen, die unter gleichen Bedingungen mit GA fixiert wurden, kann aus unbekannten Gründen die Gesamterhaltung des Gewebes von relativ gut bis mittelmäßig variieren; diese Feststellung machte auch Shaw (1978) beim *Locusta*-Auge. Abb. 9 und Abb. 16a zeigen Twistkurven von Ommatidien, die mit dieser Methode fixiert wurden.

b) Fixierung mit 4% PA + 1,25% GA (II. 3b)

Die Kombination dieser Fixiermethode mit der Präparation in H_2 -Atmosphäre führt erfahrungsgemäß zu starken artifiziellen Veränderungen des Augengewebes. Zwar sind

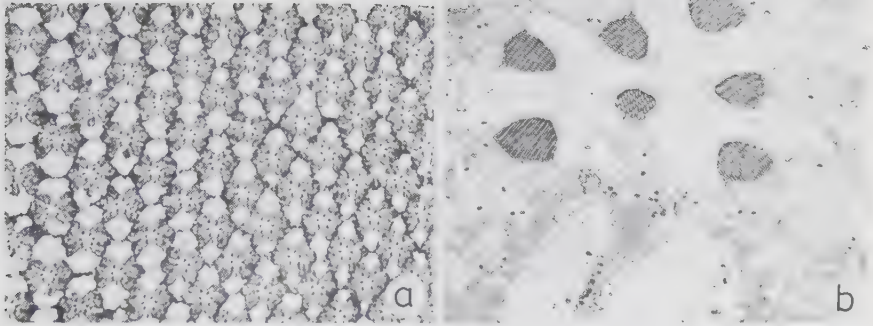


Abb.13: Fixierung mit PA/GA und Präparation in H_2 : Die Pigmentzellen sind völlig zerstört (13a, LM 900 x); die Sehzellen sind gut fixiert, aber stark geschrumpft und zum Teil sogar auseinandergetrennt (13b, TEM 8700 x).

wegen des rasch eindringenden PA Grundplasma, Ribosomen-aggregate, endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien und Rhabdomere der Sehzellen sehr gut erhalten; es ist fast keine Autolyse zu beobachten. Jedoch sind die Sehzellen sehr stark geschrumpft, die sekundären Pigmentzellen sind nur noch in Resten vorhanden (Abb. 13a). Fast alle Tracheolen sind verformt. Vielfach sind auch die Desmosomen zwischen den Retinulazellen eines Ommatidiums auseinandergerissen (Abb. 13b). In allen Fällen jedoch bleibt die typische Anordnung der Ommatidien sowie der Rhabdomere im Ommatidienquerschnitt erhalten (Abb. 13a,b).

Da diese Fixiermethode besonders starke Artefakte im Fliegenauge hervorruft, sollte hier der Twistverlauf der Rhabdomere - falls er ein Fixationsartefakt ist - signifikant von den in Abb. 9 und 16a gezeigten charakteristischen Kurven abweichen. Das ist jedoch nicht der Fall: Alle Rhabdomere zeigen auch hier den typischen Twistverlauf. Als Beispiel dafür ist in Abb. 16c eine Mittelwertkurve von 4 Rhabdomeren R2 aus benachbarten Ommatidien angegeben; sie gleicht in ihrem Verlauf der GA-Mittelwertkurve (Abb. 16a). Die höheren Maxima der Kurve in Abb. 16c hängen mit der größeren Länge der Rhabdomere zusammen (s. III. B).

c) Fixierung mit 1/2 Karnovsky (2% PA + 2,5% GA, II. 3c)

Bleibt die Augenkapsel völlig unbeschädigt, so führt diese Methode, wie Abb. 14 und 15 zeigen, zu einer sehr guten Erhaltung aller Zellarten des Fliegenauges, insbesondere der Sehzellen mit ihren Rhabdomeren (Abb. 14b,c). Die

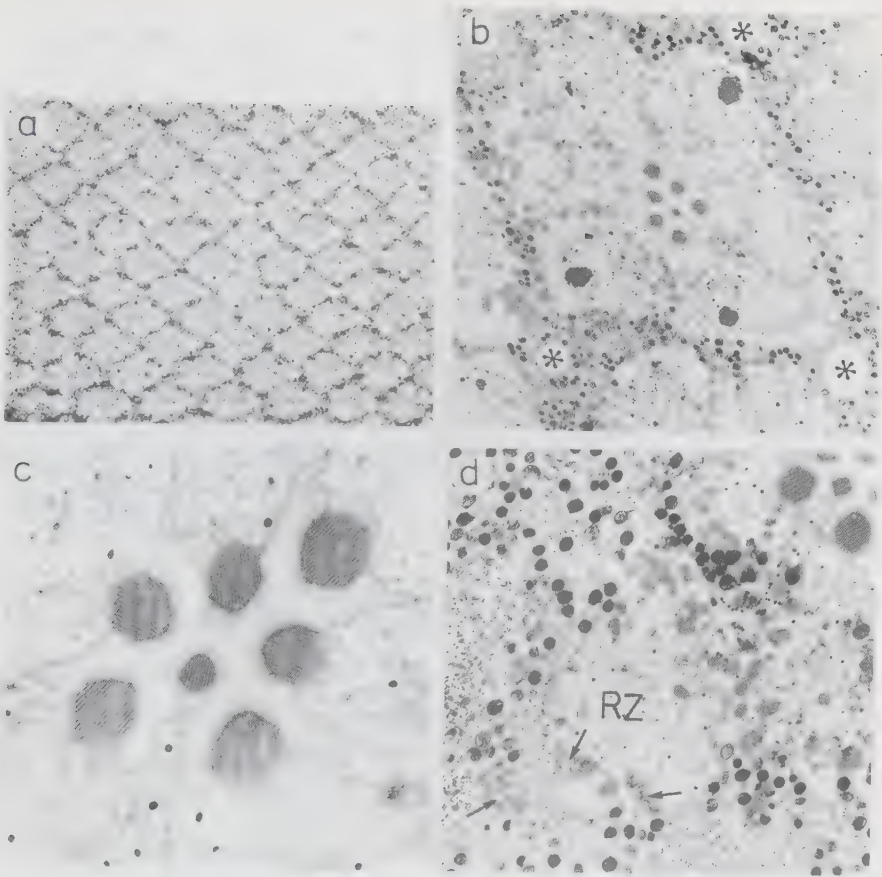


Abb.14: Fixierung mit 1/2 Karnovsky: Das Augengewebe ist sehr gut erhalten und ohne Vakuolen (14a, LM 780 x). Die Sehzellen und sekundären Pigmentzellen sind gut fixiert und ohne Autolyse-Erscheinungen, die Pigmentzellen füllen den gesamten Raum zwischen den Ommatidien (14b, 2400 x; 14c, 11 000 x). Die Tracheolen (* in 14b) sind ganz in die sekundären Pigmentzellen eingebettet; sie zweigen sich am distalen Beginn der Retinulazellen in feinste Verästelungen auf (Pfeile in 14d, 4900 x), die in engen Kontakt mit den Sehzellen (RZ) treten.

Matrix der sekundären Pigmentzellen, die bei allen anderen Methoden fast immer nur noch in Reststücken vorlag, ist hier in ihrer gesamten Kontinuität und in einwandfreiem Fixierzustand über die ganze Länge der Ommatidien vorhanden (Abb. 14b,15). Sehr gut lassen sich deshalb die vielfältigen Interdigitationen der Pigmentzellen mit den Retinulazellen im distalen Bereich (Abb. 15a) und der Verlauf der von den Pigmentzellen umhüllten Tracheolen bis zu ihren feinsten Aufzweigungen direkt am distalen Ende der Sehzellsomata (Abb. 14d) verfolgen. In diesem Bereich, in der Nähe der Pseudoconi, konnten auch große Reservoirs von Sekretbläschen innerhalb der sekundären Pigmentzellen festgestellt werden (Abb. 15b), die ein wesentlicher Grund für den raschen Zerfall dieser Zellen bei anderen Fixierverfahren sein dürften. Bereits bei geringster chemischer oder mechanischer Beschädigung geht von diesen Sekretansammlungen ein Auflösungsprozeß aus, der zuerst zu blasenartigen, nicht oder nur teilweise von Membranen begrenzten Vakuolen in den Pigmentzellen (Abb. 15b) und im fortgeschrittenen Stadium zum Zerfall der Zellen selbst führt. Dies konnte sehr gut an gleichermaßen fixierten Augenpräparaten verfolgt werden, bei denen aber die Augenkapsel nicht völlig intakt gelassen, sondern nach der von Ribí (1979) empfohlenen Methode am Rand mit sehr dünn abgeätzten Wolframdrahtspitzen perforiert wurde.

In dem Maße, wie sich dieses Fixierverfahren zur ausgezeichneten Konservierung aller Zelltypen im Auge eignet, sind auch die Rhabdomerstrukturen der Ommatidien sehr gut erhalten. Nach Ribí (1979) sollen die Rhabdomere

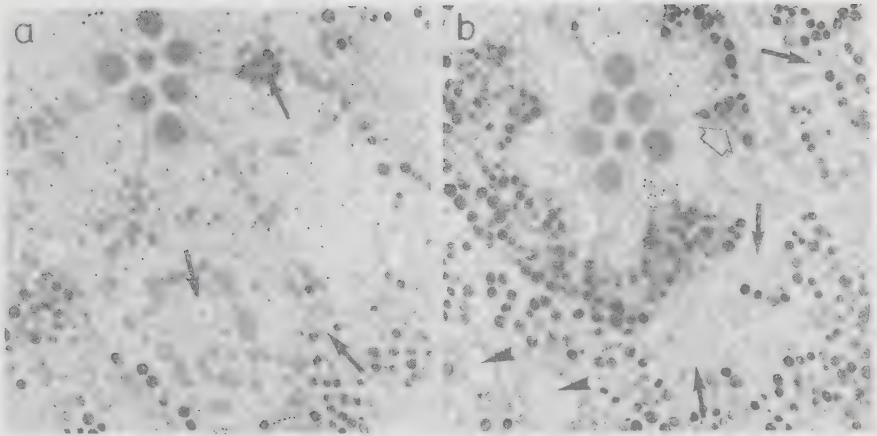


Abb.15: Fixierung mit 1/2 Karnovsky.

15a (3800 x): Distale Interdigitationen von Retinulazellen- und sekundären Pigmentzellen (Pfeile).

15b (4100 x): Reservoir von Sekret-Vesikeln (→) und beginnende Autolyse (▷) in den sekundären Pigmentzellen. Die Ausläufer der primären Pigmentzellen sind mit den Somata der Sehzellen verzapft (⇨).

in derart gut fixierten Augen nicht twisten. Ganz im Gegenteil: Auch bei diesen mechanisch in keiner Weise beschädigten und hervorragend fixierten Sehzellen verläuft das Twisten der Rhabdomere genau in der schon bekannten Weise, wie ein Vergleich der Abbildungen 16a (GA-Fixierung) und 16d (Twistkurven von 4 Rhabdomeren R2 aus benachbarten Ommatidien, fixiert mit $1/2$ Karnovsky) zeigt.

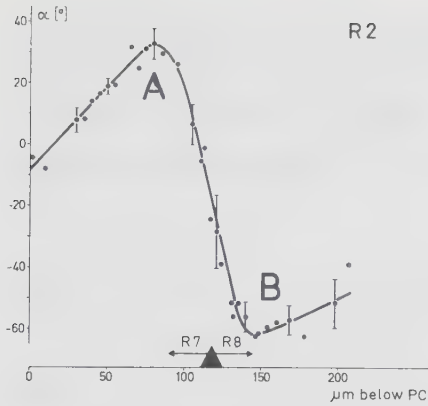
4. Diskussion:

a) Das Twisten als mögliches Artefakt

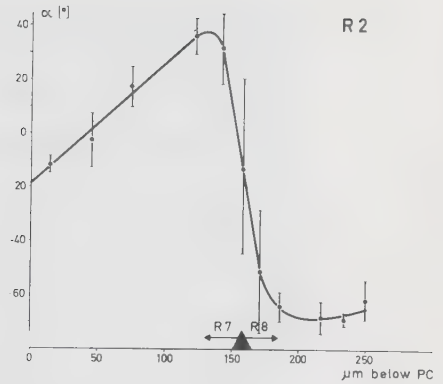
Ob die Ommatidien im Fliegenauge hervorragend erhalten sind oder durch unterschiedliche Präparationsverfahren verschieden stark geschädigt wurden - der Twistverlauf entsprechender Rhabdomere ist in jedem Falle identisch (vgl. Abb. 16d mit Abb. 16a,b,c). Diese Feststellung wird durch folgende Beobachtungen weiter bestätigt:

1. Die alleinige Fixierung von Fliegen-Sehzellen mit einer Osmiumlösung, gemischt mit Kaliumbichromat, führt meist wegen ihres sehr langsamen Eindringens (Glauert 1975) zu einer schlechteren Erhaltung der Feinstrukturen als die oben angewendeten Aldehyd-Fixierungen und - im Gegensatz zu leichten Schrumpfungen bei den Aldehyden - typischerweise zu einem Anschwellen der Zellen (bedingt durch die geringere Osmolarität); eigene derartige Fixierversuche konnten wegen der schlechten Darstellung der Mikrovilli nicht ausgewertet werden.

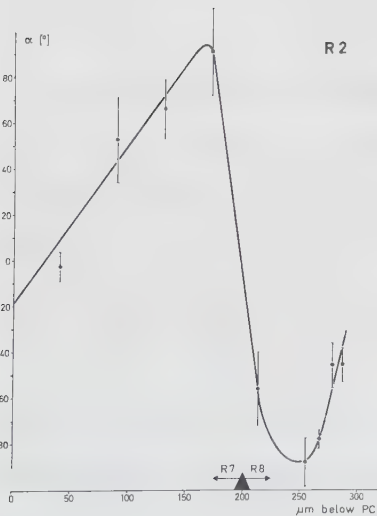
Langer (1967) und Langer & Schneider (1970) verwendeten ebenfalls diese Methode bei Calliphora, ihre EM-Bilder



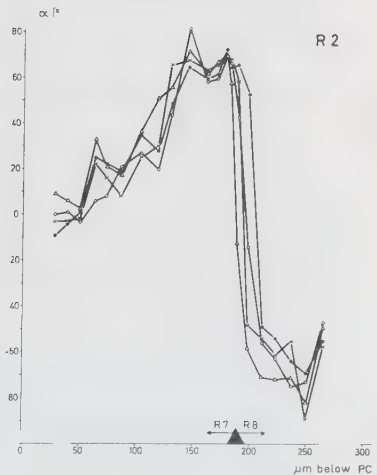
a



b



c



d

Abb.16: Vergleich des Twistens in je 4 benachbarten Ommatidien, die verschieden präpariert und fixiert wurden (als Beispiel jeweils Rhabdomer R2). 16a: GA-Fixierung (Mittelwerte von Abb. 9c). A, B: Distales und proximales Kurven-Maximum. 16b: Starke mechanische Beschädigung. 16c: Fixierung mit PA/GA, Präparation in H_2 -Atmosphäre (starke chemische Beschädigung). 16d: Fixierung mit 1/2 Karnovsky (sehr gute Erhaltung); 4 Einzelkurven. In den übrigen Mittelwert-Kurven sind die Standardabweichungen angegeben, außerdem ist jeweils der Übergangsbereich des zentralen Rhabdomers von R7 auf R8 eingezeichnet.

zeigen aber wesentlich besser erhaltene, wenn auch leicht geschwollene Sehzellen; aus den abgebildeten Ommatidienquerschnitten läßt sich ein Twisten der Rhabdomere entnehmen, das ohne weiteres in die Kurven von Abb. 9 eingeordnet werden kann (s. auch III. D). Das gleiche gilt für Abbildungen aus frühen Feinstruktur-Arbeiten, bei denen zur Fixierung generell nur reine Osmiumlösungen in Wasser verwendet wurden, die man bis zu 1 Woche bei Raumtemperatur einwirken ließ (z.B. Fernández-Morán 1956, Wolken et al. 1957, Yasuzumi & Deguchi 1958); von den Sehzellen ist deshalb oft nicht viel mehr erhalten als Begrenzungsmembran und Mikrovilli.

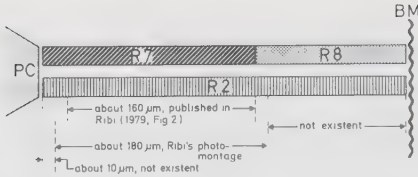
2. Rückschlüsse aus einer räumlichen Rekonstruktion von Ommatidienquerschnitten ergeben, daß auch bei der nicht ganz optimalen GA-Fixierung der Längsverlauf der Rhabdomere erstaunlich geradlinig bleibt und wesentliche Veränderungen der Ommatidienstruktur durch eventuelle Schrumpfungsvorgänge oder Stauchungen nicht in Betracht kommen (vgl. Abb. 19,20).

3. Auch die von Ribi (1978, 1979, 1980) verwendete Fixiermethode ist nicht so andersartig, daß die Annahme gerechtfertigt erscheint, gerade diese Methode führe zu einem Vermeiden des Artefakts "Twisten". Vielmehr ruft die von Ribi (1979) angegebene Cornea-Perforation eine Beschädigung der Pigmentzellen hervor; außerdem stellt Williams (1980) spezielle Veränderungen an den Sehzell-Mikrovilli bei einer Tipulide fest, ebenso White & Michaud (1981) bei Aedes, die auf die Verwendung von Ca^{++} im Fixans (Ribi 1979) zurückzuführen sind. Gleichzeitig tritt bei dieser

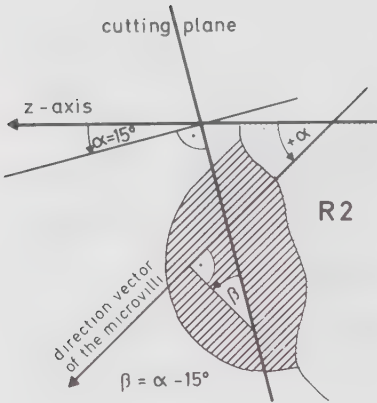
Tipulide eine besondere Art des Rhabdomertwists auf, die kaum als Artefakt erklärt werden kann (Williams & Blest 1980, Williams 1980). Dies gilt auch für das Dorsalauge von Bibioniden-Männchen (s. Diskussion bei Altner & Burkhardt 1981).

4. Fixierv Verfahren für die Lichtmikroskopie, wie sie z.B. Dietrich (1909) oder Grenacher (1879) verwendeten, führen zu gar keiner Erhaltung von Zellfeinstrukturen. Dennoch bleibt die typische trapezoide Konfiguration der Rhabdomere in den Ommatidien ganz gleichmäßig erhalten: Sie müssen demnach eine erhebliche Stabilität besitzen. Auch Trujillo-Cenoz (1972, p. 26) weist auf diese Eigenschaft speziell der Rhabdomere hin.

Aus all diesen Überlegungen folgt, daß gerade die Rhabdomerstruktur äußerst stabil und unempfindlich gegen mechanische oder chemische Einflüsse sein muß. Zunächst ist deshalb zumindest für die hier untersuchten Calliphora-Augen ein Artefakt als Entstehungsursache für das gefundene Twistsystem auszuschließen, vielmehr muß es sich dabei um eine bereits in vivo vorhandene Struktur handeln. Zu genau diesem Ergebnis kommen auch Wehner & Meyer (1981) bei ähnlichen, unabhängig durchgeführten Untersuchungen zum Twisten der Ommatidien im Bienenauge. Hier existiert noch ein weiterer Beleg für das Twisten als echte Sehzellstruktur: In einer neueren Untersuchung zur fortschreitenden Ausdifferenzierung der Augenstrukturen in bestimmten Altersstadien von Bienen-Puppen konnte nachgewiesen werden, daß die Verdrillung der Ommatidien

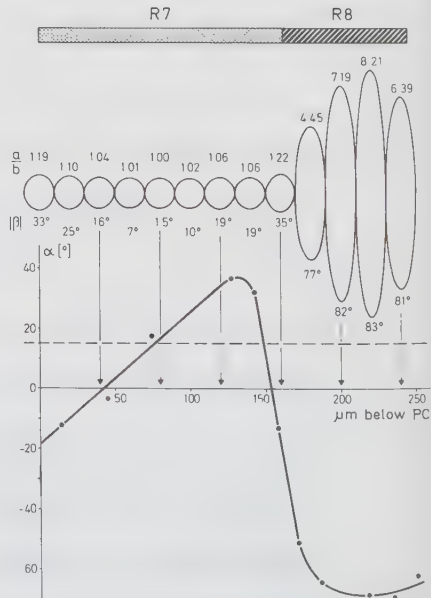
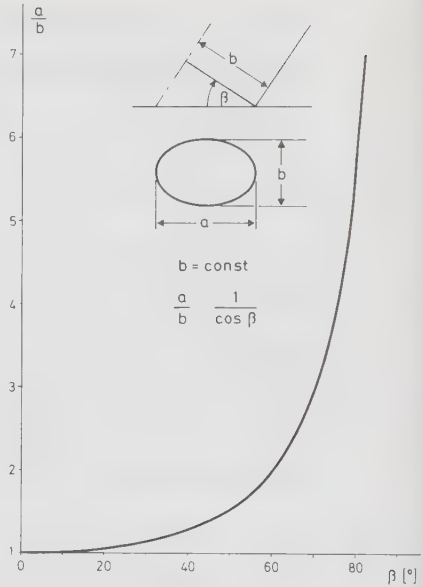


a



b

Abb.17: Diskussion von Rhabdomerlängsschnitten in Bezug auf das Twisten. 17a: Bereich des von Ribi (1979) publizierten Rhabdomer-Längsschnittes von R2. 17b: Beziehung von Twistwinkel α und Schnittwinkel β , unter dem die Mikrovilli durch einen Rhabdomer-Längsschnitt getroffen werden. 17c: Veränderung der resultierenden Anschnitte eines Mikrovillus (Durchmesser b) mit dem Schnittwinkel β eines Rhabdomer-Längsschnittes. 17d: Form der Mikrovillus-Anschnitte, die in einem Längsschnitt durch ein twistendes Rhabdomer R2 auftreten. Weitere Erläuterungen siehe Text.



jeweils in einem speziellen Stadium ausgebildet wird (Eisen & Youssef 1980).

Offen bleibt dann aber die Frage, wieso Ribi (1979, Fig. 2) bei *Calliphora* in einem kontinuierlichen Längsschnitt eines Rhabdomers R2 über eine Länge von immerhin 160 μm kein Twisten beobachten konnte. Dies soll im folgenden Teil der Diskussion erläutert werden, da die Möglichkeit, das Twisten sei eine zuchtspezifische Eigenschaft der hier verwendeten Fliegen, ausscheidet (s. III. B, D).

b) Rhabdomer-Längsschnitte als Beweis für ein Nicht-Twisten

In Ribi (1979, Fig. 2) wird ein Ausschnitt aus dem längsgeschnittenen Rhabdomer der Sehzelle R2 von *C. erythrocephala* gezeigt. Dieser Schnitt wird als Beweis dafür herangezogen, daß "the microvilli are found aligned parallel along the entire length of the cell". Aus den Angaben von Ribi (pers. Mitt.) und der Einsicht in die Original-EM-Fotos, die er in dankenswerter Weise ermöglichte, ergab sich folgende Zuordnung des in Ribi (1979, Fig. 2) gezeigten Rhabdomerausschnittes zur Gesamtlänge des Ommatidiums (Abb. 17a):

Die von Ribi angefertigte Original-Fotomontage zeigt einen Bereich des Rhabdomers R2, der ca. 10 μm proximal des PC beginnt und eine Länge von ca. 180 μm besitzt. In dem von Ribi (1979, Fig. 2) publizierten Foto ist sowohl distal als auch proximal ein Stück von jeweils 10 μm Länge nicht enthalten. In der Original-Fotomontage ist neben dem Ausschnitt aus dem Rhabdomer R2 noch der proximale Bereich des zentralen Rhabdomers R7 mit der

Übergangsstelle R7-R8 enthalten. Mit Hilfe der Übergangsstelle R7-R8 läßt sich die Lage des von Ribi (1979) publizierten Rhabdomerausschnittes im Rhabdomer R2 genau bestimmen: Er beginnt ca. 20 μm proximal des PC und endet knapp distal der Übergangsstelle R7-R8, d.h., der publizierte Ausschnitt verläuft vollständig im Bereich des Rhabdomers R7 (Abb. 17a). Ausgehend von der Annahme, daß die Rhabdomere nicht twisten, hat Ribi (mdl. Mitt.) stets versucht, die Rhabdomere senkrecht zu ihrer Mikrovilli-Achse zu schneiden; die Bezugsrichtung dafür entnahm er einem Querschnitt von R2 direkt proximal des PC (Ribi, mdl. Mitt.).

Aus dem in Ribi (1979, Fig. 2) publizierten Rhabdomerausschnitt - und noch mehr aus dem nicht publizierten, aber in der Original-Fotomontage vorhandenen distalen Anschlußstück von ca. 10 μm Länge - geht hervor, daß die Mikrovilli im distalen Bereich des Rhabdomers R2 nicht genau quer, sondern schräg angeschnitten wurden: Die Anschnitte der Mikrovilli, die in Ribi (1979, Fig. 2, 1. Reihe oben) zu sehen sind, sind keine Kreise, sondern Ellipsen mit einem Verhältnis der Querachse (a) zur Hochachse (b) von deutlich $a/b > 1$. Wie aus Abb. 17c abgelesen werden kann, entspricht einem solchen Achsenverhältnis ein Schnittwinkel von $\beta > 0^\circ$ ($\beta = 0^\circ$ wäre ein exakter Querschnitt).

Es soll nun gezeigt werden, daß der von Ribi (1979) publizierte Rhabdomerausschnitt aus einem twistenden Rhabdomer R2 stammt. Dazu soll ein twistendes Rhabdomer R2 aus dem Auge von *C. erythrocephala* längsgeschnitten

werden. Der Verlauf des Twistwinkels α dieses Rhabdomers (Mittelwerte aus 4 benachbarten Ommatidien) ist in Abhängigkeit von der Tiefe unter dem PC in Abb. 17d eingetragen. Der Längsschnitt wird nun so gelegt, daß die Achsen der Mikrovilli unmittelbar unter dem PC unter einem Winkel von $\beta = 33^\circ$ geschnitten werden (Abb. 17b); für $\alpha = 15^\circ$ entstehen dann exakte Mikrovillus-Querschnitte (vgl. Abb. 17d). Der Winkel, den die Schnittebene mit der z-Achse einschließt, beträgt dann $15^\circ + 90^\circ = 105^\circ$ (Abb. 17b). Der Betrag des Schnittwinkels $|\beta|$ in Abhängigkeit von der Tiefe unter dem PC läßt sich aus Abb. 17d bestimmen, indem die Winkeldifferenz zwischen der bei $\alpha = 15^\circ$ abszissenparallelen und strichlierten Geraden und der Twistkurve abgelesen wird ($|\beta| = |\alpha - 15^\circ|$). Der Betrag des Schnittwinkels $|\beta|$ ist in Schritten von $20 \mu\text{m}$ proximal des PC oberhalb der Twistkurve in Abb. 17d aufgetragen.

Die den Schnittwinkeln β entsprechenden Achsenverhältnisse a/b der Anschnittsellipsen können mit Hilfe der Kurve in Abb. 17c bestimmt werden. Sie sind mit den dazugehörigen Anschnittsellipsen in der jeweiligen Tiefe unter dem PC in Abb. 17d oben eingetragen. Die aneinandergereihten Anschnittsellipsen geben einen Überblick über die resultierenden Anschnittsflächen des längsgeschnittenen und twistenden Rhabdomers R2. Aus Abb. 17d geht hervor, daß die Mikrovilli nur an 2 Stellen genau quergeschnitten werden ($\beta = 0^\circ$ in $76 \mu\text{m}$ und in $148 \mu\text{m}$ Tiefe unter dem PC). Ansonsten treten in dem Bereich, in dem die Zelle R7 ihr Rhabdomer besitzt ($0 \mu\text{m}$ bis $162 \mu\text{m}$ unter dem PC) bei

Rhabdomer R2 nur Anschnittsellipsen auf, die vom Kreis kaum zu unterscheiden sind. Erst im Bereich von R8 sind bei R2 die Schnittwinkel $|\beta| > 40^\circ$. Wie aus dem Verlauf der Kurve in Abb. 17c hervorgeht, steigt erst bei diesen Schnittwinkeln das Achsenverhältnis der Anschnittsellipsen drastisch an. Sie unterscheiden sich erst jetzt, im Bereich der Zelle R8, deutlich von der Kreisform. Daraus folgt, daß Rhabdomerlängsschnitte, die nicht die gesamte Länge des Rhabdomers erfassen, für Aussagen über das Twisten von Rhabdomeren ungeeignet sind.

Der von Ribí (1979, Fig. 2) angegebene Rhabdomer-ausschnitt stammt daher wahrscheinlich aus einem twistenden Rhabdomer, weil er

1. nur im Bereich von R7 verläuft und

2. die Anschnittsflächen im distalen Rhabdomerbereich elliptisch sind, woraus sich mit Hilfe von Abb. 17c

ein Schnittwinkel von $\beta > 40^\circ$ abschätzen läßt. Die folgende Tatsache zeigt jedoch, daß er tatsächlich aus einem twistenden Rhabdomer R2 stammt: Das auf der von

Ribí verwendeten Original-Fotomontage sichtbare, in Ribí (1979) jedoch nicht publizierte Stück des längsgeschnittenen zentralen Rhabdomers aus dem gleichen Ommatidium zeigt deutlich genau das charakteristische Twisten, das für den in Smola (1977) beschriebenen zentralen Rhabdomertyp

"Rh_{7S+8L}" typisch ist. Da der von Ribí gezeigte Rhabdomer-ausschnitt aus der mittleren Augenregion stammt (Legende seiner Fig. 2) und hier stets alle Rhabdomere eines Ommatidiums twisten, ging auch Ribí's Längsschnitt durch ein twistendes Rhabdomer R2. Ein weiterer Hinweis ist

der Plasmasaum der Sehzelle R2, der in Fig. 2 (Ribi 1979) außer den Mikrovilli noch zu sehen ist; in Reihe 1 oben der Fig. 2 (distaler Rhabdomerabschnitt) ist er nur auf einer Seite des Rhabdomers mit angeschnitten, in Reihe 6 verläuft er auf beiden Seiten der Mikrovilli, und dazwischen wurde er durch den Längsschnitt nicht getroffen. Dies ist bei einer leicht schrägen Lage des Längsschnittes (s. oben) genau durch den distalen Twistverlauf eines Rhabdomers und den zugehörigen Verlauf des entsprechenden Sehzellvorsprungs zu erklären (vgl. Abb. 8).

Mit diesen Experimenten und Überlegungen kann die von Ribi (1979) aufgestellte Behauptung, der Rhabdomer-twist im Fliegenauge sei eine artifizielle Struktur, vollständig widerlegt werden.

B. Die peripheren Sehzellen

1. Das Twisten bei R1-6: Untersuchung weiterer Parameter bei Calliphora:

a) Das Twisten bei verschiedenen Individuen und in verschiedenen Augenbereichen

Bei den 13 Calliphorae, die untersucht wurden, war der Twistverlauf bei den peripheren Sehzellen immer prinzipiell gleichartig. Die Sehzellgruppen R1-3 und R4-6 twisten zwar hinsichtlich der Mikrovilli-Drehrichtung und des Twistkurven-Verlaufs jeweils spiegelbildlich zueinander (Abb. 9), jedoch in der gleichen Weise: Betrachte einen Ommatidienquerschnitt so, daß der lange Fr

der Sehzelle R7, der das zentrale Rhabdomer trägt, nach oben weist, so drehen sich im distalen Ommatidienteil alle peripheren Rhabdomere nach oben, von den Desmosomen der Sehzelle R7 (den Anheftungspunkten an R1 und R6) weg. Diese distale Drehung erfolgt bei allen Rhabdomeren ungefähr mit der gleichen Twistrate und durchschnittlich 0,6 Grad pro μm bis zu einer Endlage (z.B. Abb. 8c), der das erste distale Maximum einer Twistkurve entspricht (A in Abb. 16a). Danach, etwa am Übergang vom distalen zum mittleren Rhabdomerdrittel, drehen sich die peripheren Rhabdomere nun umgekehrt nach unten, zu den Desmosomen der Sehzelle R7 hin, bis zu einer proximalen Maximallage (z.B. Abb. 8e), entsprechend einem zweiten proximalen Maximum der Twistkurve (B in Abb. 16a). Diese Drehung beginnt meist kurz vor der Stelle, an der die Rhabdomere von R7 und R8 ineinander übergehen und erfolgt sehr rasch, mit einer Twistrate von durchschnittlich 3 Grad pro μm . Die proximale Endstellung wird oft eine Strecke beibehalten; danach, bis zum Ende der Rhabdomere an der Basalmembran, kehrt sich die Drehrichtung nochmals nach oben um. Diese proximale Rückdrehung erfolgt mehr oder weniger stark, manchmal unter erheblichen Schwankungen des Twistwinkel-Wertes (z.B. Abb. 23b,f), wobei aber auch fast der Winkelbetrag des distalen Rhabdomerbeginns wieder erreicht werden kann (z.B. Abb. 9,23); die entsprechenden Twistraten variieren von 0,1 Grad bis 1,9 Grad pro μm . Bei 2 Rhabdomeren fand sich im proximalen Drittel ausnahmsweise eine sehr rasche Rückdrehung bis zur distalen Maximalstellung und danach, kurz vor der

Basalmembran, nochmals eine Drehumkehr, sodaß diese Rhabdomere am proximalen Ende wieder die distale Ausgangsstellung zeigen; die 2 Twistkurven zeigen deshalb proximal ein drittes Maximum (Abb. 23d). Typischerweise erfolgt aber der Twistverlauf der peripheren Rhabdomere in 3 signifikant durch Drehsinn und Twistrate abgesetzten Bereichen; er ist somit diskontinuierlich im Gegensatz zu einem kontinuierlichen Twisten bei Hymenopteren (Menzel & Blakers 1975, Wehner et al. 1975).

Bei Twistkurven entsprechender Rhabdomere aus verschiedenen Augenbereichen von *Calliphora* zeigte sich, daß die Winkeldifferenz zwischen der distalen und proximalen Maximallage umso größer wird, je länger das Rhabdomer ist, mit anderen Worten, lange Rhabdomere zeigen den grundsätzlich gleichen Twistverlauf in stärkerer Ausprägung als kurze. Im Auge von *Calliphora*-Männchen liegt die Länge der peripheren Rhabdomere zwischen knapp 200 μm am Augenrand und ca. 300 μm in Augenmitte; entsprechende Twistkurven-Beispiele von Rhabdomer R2 zeigt die Abb. 16. In Abb. 16a (Rhabdomerlänge ca. 200 μm , frontaler Augenbereich) beträgt die Winkeldifferenz zwischen den beiden Twistkurven-Maxima ca. 95° , in Abb. 16c mit einer Rhabdomerlänge von ca. 300 μm (mittlerer Augenbereich) ca. 180° ; die Differenz bei der Kurve in Abb. 16d (Länge ca. 260 μm) liegt mit 155° etwa dazwischen. Diese Verhältnisse ergeben sich, weil der Symmetriepunkt jeder Twistkurve annähernd mit der Lage der Wechselstelle R7/8 zusammenfällt; da alle Twistkurven etwa gleiche Twistrate

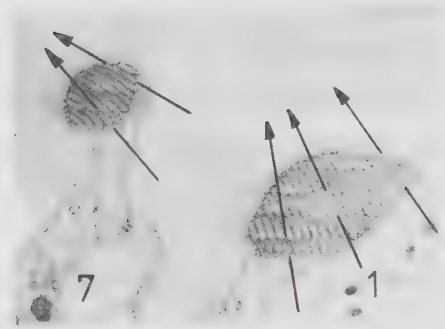


Abb.18: Leicht schräger Querschnitt eines Rhabdomers R1 und R7; die Richtungspfeile einzelner Mikrovillischichten sind angegeben (20 300 x).



a

b

Abb.19: Räumliche Rekonstruktion eines twistenden Rhabdomers und Zellvorsprungs der Sehzelle R2 aus Serien-Querschnitten.
19a,b: Montage der aus den EM-Aufnahmen (vgl. Abb.7b) übertragenen Konturen der rhabdomertragenden Sehzellvorsprünge in einem gestauchten Längenmaßstab (10:1); Blick auf das Rhabdomer von vorn und von der Seite.

aufweisen, erreichen die längeren Rhabdomere, die in ihrem distalen bzw. proximalen Drittel über eine entsprechend längere Distanz mit gleicher Rate twisten, auch größere Maximalwerte.

Die Änderungen der Mikrovillirichtungen werden hauptsächlich dadurch ermöglicht, daß die Rhabdomere auf Vorsprüngen der Sehzellen zum Ommatidieninneren hin sitzen. Diese Vorsprünge wölben sich jeweils auf einer Seite aus und verkürzen sich auf der anderen (typische Beispiele dafür geben die Abb. 8,22), sodaß die gesamte Rhabdomerbasis entsprechend der Mikrovillirichtung mitgedreht wird. In Bereichen mit hoher Twistrate (Mittelteil der Twistkurven) erfolgt zusätzlich eine merkliche Drehung bereits von einer Mikrovillischicht im Rhabdomer zur nächsten (also innerhalb von ca. $700 \text{ \AA}$!); dadurch können in einem leicht schrägen Anschnitt eines Rhabdomers, der stufenförmig mehrere untereinanderliegende Mikrovillilagen zeigt, die Richtungen der Mikrovilli an der Rhabdomerbasis gegenüber denen an der Spitze erheblich versetzt sein (solche Differenzen sind zum Beispiel bei Rhabdomer-Anschnitten von R1 und R7 in Abb. 18 zu erkennen).

Um von dem Twistverlauf der Rhabdomere und von den Veränderungen der Sehzellvorsprünge einen räumlichen Eindruck zu erhalten, wurde aus einer Serie von elektronenmikroskopischen Querschnitten der Verlauf eines Rhabdomers R2 dreidimensional rekonstruiert. Dieses Rhabdomer hat in Wirklichkeit bei einem Durchmesser von rund $1 \text{ }\mu\text{m}$ eine Länge von ca. $200 \text{ }\mu\text{m}$. Damit das Rhabdomer deutlich genug zu erkennen blieb, wurde das räumliche Modell im



Abb.19c-e: Ton-Modell des Sehzellvorsprungs R2. Blick auf das Rhabdomer vom Zentrum des Ommatidiums aus (19d), von der zu R1 gewandten Seite (19c) und von der zu R3 gewandten Seite aus (19e). Der Verlauf der Mikrovillirichtungen ist durch Hölzchen an der Rhabdomervorderkante veranschaulicht. Die Linie des Desmosomen-Bandes, mit dem der Zellvorsprung an R1 und R3 angeheftet ist, wird durch die seitlichen Stecknadelköpfe angegeben; ihre Abstände entsprechen denen der zugrundeliegenden Ultradünnschnitte. Das hinter den Desmosomen anschließende Soma der Sehzelle ist nicht enthalten (vgl. Abb.12,14,15). Pfeil in 19d: Höhe der Wechselstelle R7/R8.

Verhältnis 10:1 in der Länge gestaucht; die Fotografie der in Abb. 19a,b gezeigten Rekonstruktions-Montage müßte deshalb, ausgehend von dem Durchmesser des Rhabdomers auf dem Foto (ca. 5 mm), den wirklichen Maßstabsverhältnissen entsprechend (1:200) eine Länge von etwa 1 m bei gleichbleibendem Rhabdomerquerschnitt haben. Das Tonmodell, das gemäß dieser aus den EM-Aufnahmen übertragenen Rekonstruktion angefertigt wurde, gibt die Veränderungen des Sehzellvorsprungs beim Rhabdomertwist plastisch wieder (Abb. 19c-e). In Abb. 19a,d liegt der Standpunkt des Betrachters etwa in der Mitte des Ommatidiums; in dieser Ebene ist der Verlauf des Rhabdomers - auch im stark gestauchten Modell - bemerkenswert geradlinig. Betrachtet man das Rhabdomer von der Seite (Abb. 19b,c,e), fällt distal eine starke und proximal eine schwächere Einbuchtung auf, die jedoch im realen Längenverhältnis wesentlich ausgeglichener verläuft.

Um abschätzen zu können, ob diese Einbuchtungen vielleicht auf Schrumpfungsvorgänge oder Verformungen des Ommatidiums zurückgehen, wurden auf den EM-Bildern die Verbindungslinien der Rhabdomerspitzen von 2 gegenüberliegenden Rhabdomer-Paaren eingezeichnet (R2+5, R3+6) und die jeweiligen Abstände der Rhabdomerspitzen zum darauf projizierten Mittelpunkt des zentralen Rhabdomers ausgemessen und aufgetragen. Der Verlauf der Rhabdomerspitzen relativ zur Ommatidienmitte in den Darstellungen der Abb. 20a gibt sozusagen den Blick in das längs aufgeschnittene Ommatidium aus 2 verschiedenen Richtungen



Abb.20a: Lage der Rhabdomer-Vorderkante von den gegenüberliegenden Sehzellpaaren R2/R5 und R3/R6 relativ zur Mitte des zentralen Rhabdomers (Mittelachse). Links Rhabdomerlänge in μm unter dem Pseudoconus. Der Raum zwischen den Rhabdomerkonturen links und rechts der Mittelachse entspricht dem zentralen Ommatidienlumen.

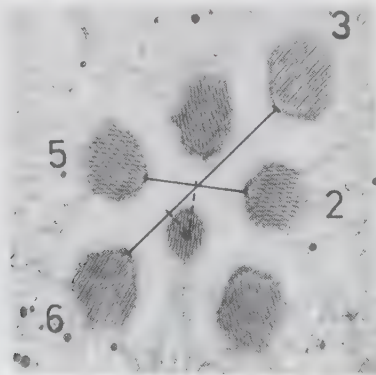


Abb.20b: Beispiel eines Ommatidienquerschnitts (11 100 x): Die Vorderkanten der oben genannten Rhabdomerpaare sind verbunden, die Lage des zur Messung verwendeten Ommatidien-Mittelpunktes ist jeweils angegeben (Lot von zentraler Rhabdomer-Mitte auf die Verbindungslinie).

wieder. Es wird klar, daß die Einbuchtungen in 2 Ebenen und bei den 4 Rhabdomeren etwa gleichförmig auftreten. Daraus folgt, daß die Annahme eines geradlinigen Verlaufs des zentralen Rhabdomers höchstwahrscheinlich richtig ist, und daß sich das Zentrallumen eines Ommatidiums proximal der Rhabdomerenkappen, an denen alle Rhabdomere sehr eng beieinander liegen, sehr stark erweitert (vgl. auch Abb. 8a/b; 23a/b), etwa im Mittelbereich einschnürt und im Proximalabschnitt wieder etwas ausdehnt; die mittlere Einschnürung kommt wohl durch das gleichzeitige Umklappen der gegenüberliegenden Sehzellvorsprünge zustande (Twistumkehr im Mittelteil der Twistkurve). Aufgrund dieser Auswertungen erscheint es kaum vorstellbar, daß durch die angewendete Präparation die Form der Rhabdomere artifiziell erheblich verändert wurde; vielmehr dürften die angefertigten Ultradünnschnitte die in vivo vorhandenen Strukturen in zuverlässig interpretierbarer Form wiedergeben.

b) Das Twisten in Abhängigkeit von der Vitamin A-Konzentration der Larvennahrung

Bei einer Reihe von Insekten wurde festgestellt, daß ein anhaltender Vitamin A-Mangel der Nahrung zu teilweise erheblichen Veränderungen der Sehzellen führen kann, sowohl hinsichtlich der Physiologie (Goldsmith & Bernard 1974; Kuo & Smola, in Vorber.) als auch in Bezug auf die Feinstruktur: Starke Verringerung des mit Gefrierbruch darstellbaren Partikelbesatzes der Mikrovilli bei *Drosophila* (Harris et al. 1977), völlig regellose Mikrovilli-Ausbildung bei langdauerndem, totalem Vitamin A-

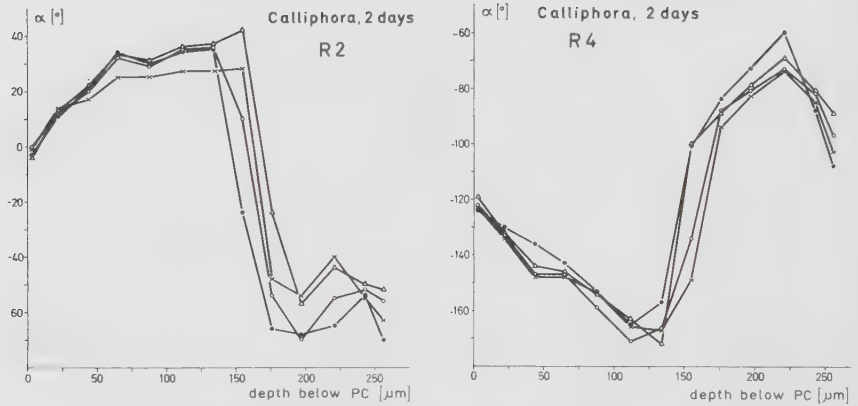


Abb. 21a,b: Twisten von je 4 Rhabdomeren R2 und R4 aus benachbarten Ommatidien im rechten Auge eines 2 Tage alten Calliphora-Männchens.

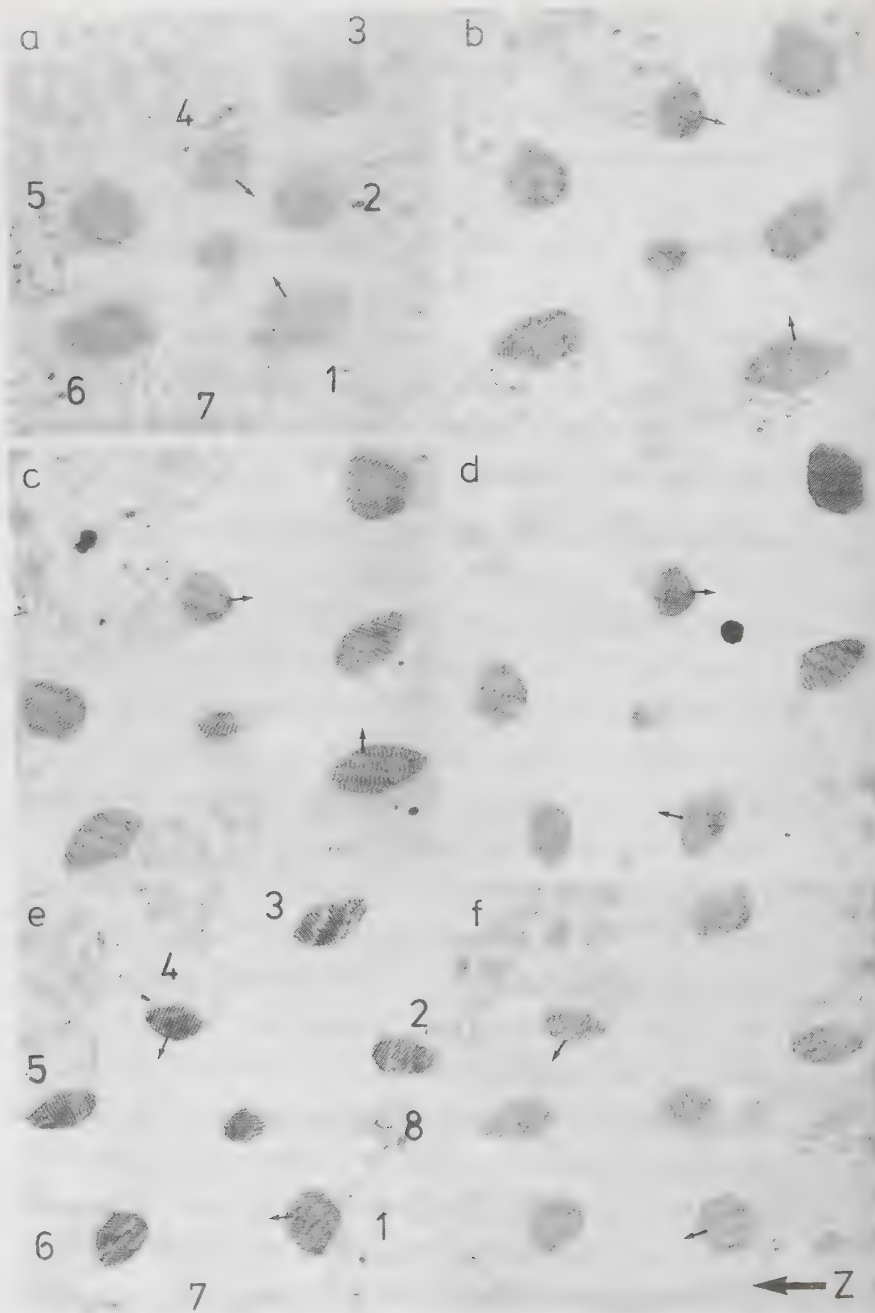
Entzug bei *Manduca* (Carlson et al. 1969). Deshalb wurde der Rhabdomertwist vergleichend sowohl bei *Calliphora*-Männchen untersucht, die lange Zeit Vitamin A-arm gezüchtet worden waren (mit Pferdefleisch), als auch bei Fliegen mit Vitamin A-reicher Nahrung (Rinderleber).

In Bezug auf den Twistverlauf der Rhabdomere konnte jedoch keinerlei Unterschied zwischen beiden Gruppen festgestellt werden (zum Beispiel stammen die Kurven in Abb. 9 von Vitamin A-armen, alle anderen Twistkurven von Vitamin A-reichen Fliegen).

c) Das Twisten in Abhängigkeit vom Alter der Fliegen

Kuo & Smola (in Vorber.) fanden bei intrazellulären Ableitungen von Sehzellen im *Calliphora*-Auge, daß die UV-Empfindlichkeit bei peripheren Sehzellen von jungen Fliegen sehr gering ist und mit zunehmendem Alter sehr stark ansteigt; möglicherweise hätten mit dieser funktionellen Veränderung auch Änderungen der Sehzellen-Feinstruktur verbunden sein können.

Dies könnte durch die Untersuchung des Rhabdomertwists bei den peripheren Sehzellen von 2 Tage alten *Calliphora*-Männchen ausgeschlossen werden: Die Kurven in Abb. 21 a und b zeigen den Twistverlauf von je 4 Rhabdomeren R2 und R4 aus benachbarten Ommatidien, die als Beispiel ausgewählt wurden. Sie weisen genau das gleiche Twisten auf wie alle anderen Rhabdomere vergleichbarer Länge bei Fliegen im Alter von 13 - 15 Tagen (z.B. Abb. 16b,d). Der Rhabdomertwist ist also im Fliegenauge bereits kurz nach dem Schlüpfen in seiner typischen Form



vollständig ausgeprägt. Es ist deshalb sehr stark anzunehmen, daß die Twiststrukturen bereits in einem bestimmten Stadium der Puppe angelegt werden, ähnlich dem Bienenauge (Eisen & Youssef 1980).

d) Twist-Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen bei *Calliphora* wurden nicht näher untersucht; jedoch gibt es deutliche Hinweise, daß zwischen beiden kein Unterschied im Twisten besteht:

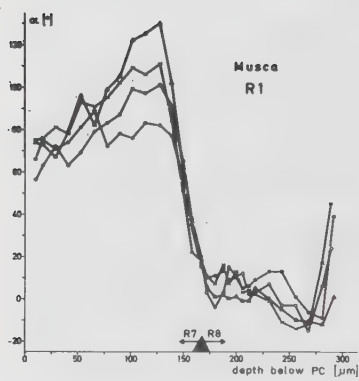
1) Boschek (1971) verwendete für seine Feinstruktur-Untersuchungen Weibchen von *Musca*; seine Bilder (s. III. D, Abb. 46g) zeigen genau dasselbe Twisten der peripheren Rhabdomere wie bei Männchen von *Calliphora* und *Musca* (s. auch folgender Abschnitt).

2) Die Feinstrukturen von Sehzellen im dorsalen Augenbereich von *Calliphora* sind bei Männchen (s. III. c, 2.) und Weibchen (Wada 1974 a) identisch.

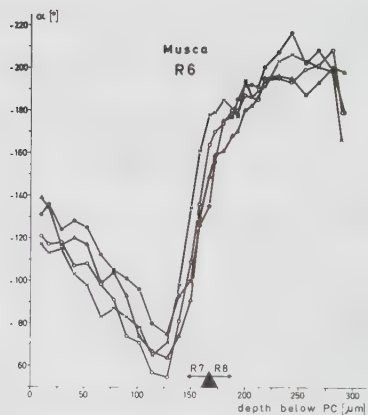
2. Das Twisten bei R1-6 im Auge von *Musca domestica*:

Die in Abb. 22a-f gezeigten Querschnitte stammen aus verschiedenen Tiefen proximal des PC von einem identischen Ommatidium aus der rechten Augenmitte eines *Musca*-Männchens. Ein Vergleich mit der entsprechenden Foto-Serie eines *Calliphora*-Männchens (Abb. 8) verdeutlicht bereits, daß

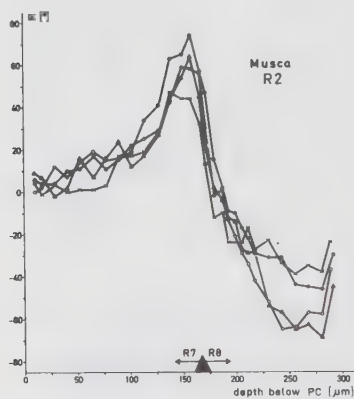
Abb.22: Twisten der peripheren Rhabdomere beim *Musca*-Männchen. Serien-Querschnitte aus demselben Ommatidium (rechtes Auge, Dorsalteil, Äquaturnähe). Schnitt-Tiefen proximal des Pseudoconus: 22a: 17 µm; 22b: 78 µm; 22c: 128 µm; 22d: 167 µm; 22e: 224 µm; 22f: 256 µm. Vergrößerung (12 500 x) und z-Achsen-Richtung gelten für alle Bilder.



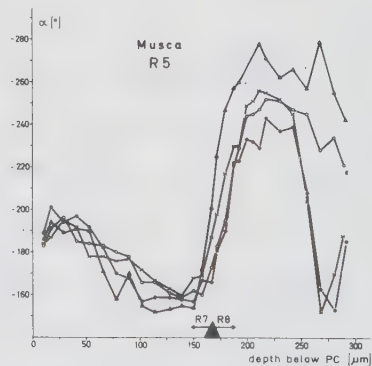
a



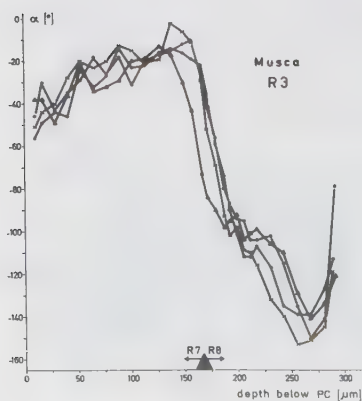
b



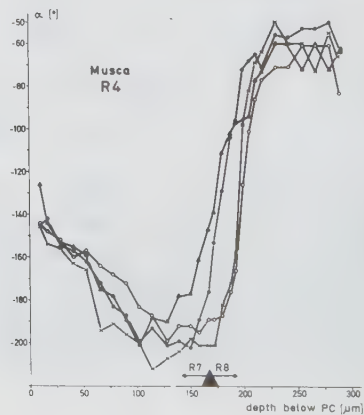
c



d



e



f

bei beiden Arten der gleiche Twisttyp der peripheren Sehzell-Rhabdomere vorhanden ist: In den beiden Querschnitt-Serien sind gleiche Drehung der Rhabdomere und Sehzellvorsprünge im Distalteil (Abb. 22a,b,c) nach oben zu beobachten, ebenso eine Umkehr der Drehrichtung an der Wechselstelle R7/8 (Abb. 22d), gleiche proximale Drehung nach unten (Abb. 22e), leichte proximale Rückdrehung (Abb. 22f), und eine ähnliche Ausweitung des Zentrallumens im distalen Ommatidiendrittel (vgl. Abb. 22a und b); die Fotos der Abb. 22 könnten ebenso aus dem Auge von Calliphora stammen.

Noch deutlicher wird diese Übereinstimmung bei einem Vergleich der Twistkurven für die Rhabdomere der Sehzellen R1-6 aus 4 nebeneinanderliegenden Ommatidien von Musca (Abb. 23a-f) mit den entsprechenden Twistkurven R1-6 von Calliphora (Abb. 9a-f). Das Twisten verläuft bei allen peripheren Sehzellen von Calliphora und Musca in allen Phasen praktisch in der gleichen, diskontinuierlichen Weise, mit jeweils gleichen Twistraten; das Ausmaß dieser Übereinstimmung ist bemerkenswert. (Die Ausnahme von 2 Einzelkurven der Abb. 23d wurde bereits oben diskutiert).

Abb.23a-f: Twistkurven der peripheren Rhabdomere von Musca. Anordnung wie in Abb.9. Abszisse: Schnitt-Tiefe proximal des Pseudoconus (PC); Ordinate: Twistwinkel α . Der Übergangsbereich R7/R8 des zentralen Rhabdomers ist angegeben.

3. Zusammenfassung:

Das Twisten der peripheren Rhabdomere R1-6 im Calliphora-Auge ist unabhängig vom Alter der Fliegen oder von der Vitamin A-Konzentration der Aufzuchtnahrung; es ist bei verschiedenen Individuen, in verschiedenen Augenbereichen und sehr wahrscheinlich bei beiden Geschlechtern gleichartig. Das Twisten bei allen peripheren Sehzellen verläuft diskontinuierlich in 3 Phasen, die sich in Twistrate und Drehsinn der Rhabdomere signifikant unterscheiden. Alle Twistkurven sind zum Bereich der zentralen Wechselstelle R7/8 symmetrisch; die Differenz der Twistkurven-Maxima wird mit zunehmender Rhabdomerlänge größer. Das Twisten kommt durch ein Verdrehen der rhabdomertragenden Sehzellvorsprünge und durch eine Drehung der Mikrovillischichten innerhalb eines Rhabdomers zustande. Alle Rhabdomere verlaufen in der Längsrichtung eines Ommatidiums relativ geradlinig; das Ommatidium selbst baucht sich an 2 Stellen in der distalen und proximalen Hälfte aus. Für die peripheren Sehzellen im Auge von Musca gelten die gleichen Befunde wie für Calliphora.

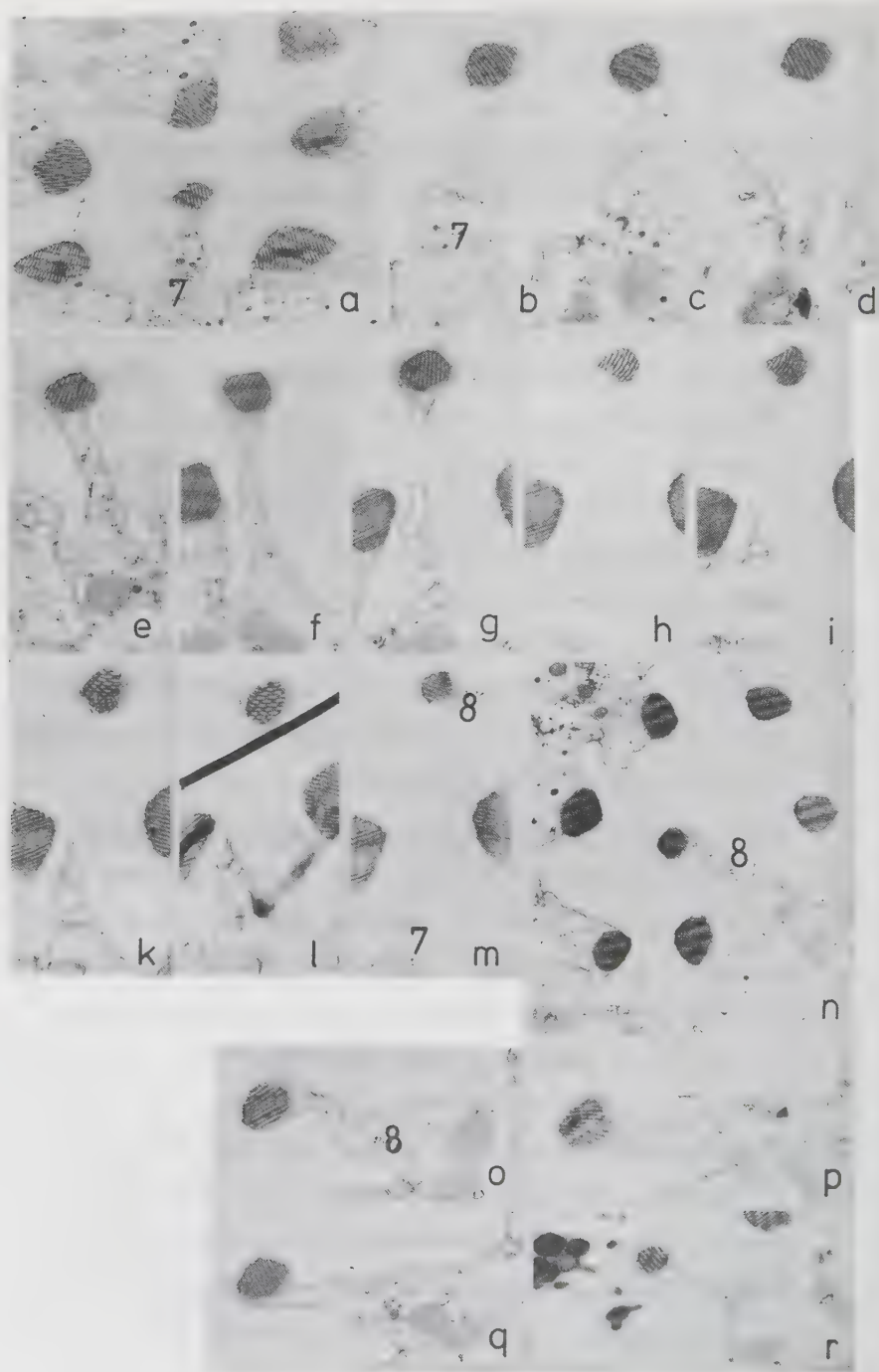
C. Die zentralen Sehzellen

1. Das Twisten der zentralen Rhabdomere von R7, R8 bei Calliphora und Musca:

Die zentralen Rhabdomere der Sehzellen R7 und R8 eines Ommatidiums sind von den peripheren Rhabdomeren R1-6 durch einen geringeren Rhabdomerquerschnitt und durch die Lage in Ommatidienmitte, die durch einen längeren Sehzellfortsatz ermöglicht wird, unterschieden. Das Rhabdomer der Zelle R8 liegt genau unter dem von R7 und ist optisch mit ihm zu einem durchgängigen Lichtleiter verbunden. In Ommatidien aus bestimmten Augenbereichen von Calliphora und Musca treten nun nebeneinander zwei Typen von zentralen Sehzellen auf, die sich in ihrer Feinstruktur deutlich voneinander abheben. Ihre charakteristischen Eigenschaften sollen im folgenden gegeneinander abgegrenzt werden.

a) Die zentralen Sehzell-Typen und ihre Charakteristika

Die Rhabdomerfläche des einen zentralen Sehzelltyps ist im Querschnitt größer als die des anderen: $0,7 - 0,8 \mu\text{m}^2$ gegenüber $0,4 \mu\text{m}^2$ (nach eigenen Messungen und Messungen von Schmid 1979 bei Calliphora), der eine Typ hat also ein Rhabdomer von knapp doppelter Größe (vgl. Tabelle in III. C, 2.d, Seite 77). Als Näherungswert für die Länge des Rhabdomeranteils von R7 kann etwa $2/3$, von R8 $1/3$ der gesamten zentralen Rhabdomerlänge angesetzt werden. Der zentrale Rhabdomertyp mit dem größeren Querschnitt wird nun von einer Sehzelle R7 gebildet, die etwas länger ist als diese $2/3$ der Gesamtlänge



(Typ: R7l = "long")[†]; ihr schließt sich eine Zelle R8 an, deren Rhabdomer entsprechend etwas kürzer als das verbleibende Drittel ist (Typ: R8s = "short")[†]. Im Gegensatz dazu wird das zentrale Rhabdomer mit kleinerem Querschnitt von einer relativ kürzeren R7 (Typ: R7s = "short")[†] und einer relativ längeren R8 (Typ: R8l = "long")[†] gebildet. Der Längenunterschied zwischen R7s und R7l beträgt in allen Fällen mindestens 10 µm und reicht bis zu 30 µm (Abb. 25,27). Entsprechend diesem Längenverhältnis liegen auch die Kerne der Typen R7l in einer Schicht, die sich deutlich proximal dem Kernniveau von R7s anschließt. Analog dazu liegen die Kerne von R8s etwas distal von der Kernschicht der Zellen R8l.

Ein mehr im morphologischen Detail liegender, feinstruktureller Unterschied zwischen den beiden Typen betrifft den Plasmafortsatz der Sehzellen, der das Rhabdomer trägt, und die Art, wie ihm das Rhabdomer aufsitzt. Bei den Zelltypen R7s + R8l mit kleinerem Rhabdomerquerschnitt bilden die Sehzellen eine relativ schmale und schlanke Plasmaverbindung zwischen zentralem Rhabdomer und Soma der Retinulazelle aus (Abb. 24a-f und 41a-d). Das Rhabdomer von R7 und R8 ist an der Spitze

Abb.24: Twistverlauf bei dem zentralen Rhabdomertyp R7s+R8l mit kleinerem Durchmesser (Musca). Alle Bilder sind nach einer gemeinsamen Bezugsachse ausgerichtet und stammen vom gleichen Ommatidium. 24a: Ganzes Ommatidium, 17 µm unter dem Pseudoconus (8700 x). 24b-g (14 600 x): Twisten bei R7s in den Tiefen: 29 µm, 53 µm, 90 µm, 128 µm, 150 µm, 160 µm. 24h-l (14 600 x): Übergang von R7 auf R8, alle Schnitte bei 162 µm. 24m-r (14 600 x; ganzes Ommatidium in 24 n: 8700 x): Twisten bei R8l in den Tiefen: 164 µm, 174 µm, 193 µm, 224 µm, 249 µm, 289 µm.

[†] Diese Bezeichnung wurde von Smola (1977) eingeführt.

dieses dünneren Zellvorsprunges angesetzt, ohne in den meisten Fällen von seitlichen Plasmaleisten eingefasst zu werden (Abb. 24a-r). Dagegen wirkt der Plasmafortsatz der Zelltypen R71 + R8s meist relativ breit und gedrungen (Abb. 26,41e+f); das Rhabdomer mit größerem Querschnitt erscheint vorne in den Zellfortsatz eingebettet, da es häufig an den Seiten von einem ausgeprägten Zellsaum eingefasst wird, der so weit vorspringen kann, wie die kürzeren Mikrovilli am Rhabdomerrand (z.B. Vergleich von Abb. 26a/24a; Abb. 26e/24e; Abb. 26g/24g; Abb. 26m-p/24n-q). Diese Unterschiede sind bei den Sehzellen R7 meist erheblich geringer und deshalb undeutlicher als bei den Zellen R8 (Abb. 24,26); so ist es auch bei einiger Übung schwer, die verschiedenen Sehzelltypen im Bereich von R7 nach diesen letztgenannten Kriterien eindeutig zuzuordnen. Dies ist jedoch auf der Ebene der R8 ohne weiteres möglich; die beschriebenen Unterschiede des Rhabdomeransatzes sind hier immer sehr markant und lassen die beiden Sehzelltypen auf den ersten Blick erkennen (vgl. Abb. 24m-q mit Abb. 26l-p sowie Abb. 41e,f).

Ein weiterer Unterschied in der Feinstruktur der beiden zentralen Rhabdomertypen trat in den Fällen zutage, in denen der gesamte Bereich der Wechselstelle R7/8 in einer ununterbrochenen Ultradünnschnitt-Serie quergeschnitten wurde (z.B. Abb. 24,26). Dieser Unterschied wurde durch zahlreiche Einzelbeobachtungen an anderen Ommatidien, die genau im fraglichen Bereich getroffen waren, immer wieder bestätigt. An der Stelle, an der das zentrale

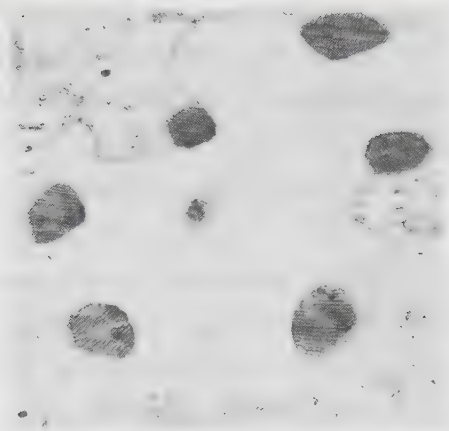


Abb.25a: Beispiel für eine extreme Verengung des zentralen Rhabdomers am Übergang R7s/R8l (Musca; 8800 x).

Rhabdomer von R7 auf R8 übergeht, verschwindet der Plasmafortsatz, der distal die Sehzelle R7 mit dem zentralen Rhabdomer verbindet; die Mikrovilli werden über die kurze Distanz von ca. 4 - 5 μm nur von einem schmalen Plasmasaum begleitet, bis proximal der neue Fortsatz der Sehzelle R8 mit ihnen Kontakt aufnimmt (Melamed & Trujillo 1968). In diesem Übergangsbereich behält der zentrale Rhabdomertyp mit größerem Querschnitt (R71 + R8s) seinen vorherigen Durchmesser bei, während sich die Mikrovilli von Schicht zu Schicht sehr rasch von der proximalen Endstellung von R7 (Abb. 26g) bis zur distalen Ausgangsstellung von R8 (Abb. 26l,m) verdrehen (bis zu ca. 20° von einer Schicht zur anderen, vgl. Abb. 26h). Bei dem Rhabdomertyp mit kleinerem Querschnitt (R7s + R8l) dagegen werden nach der Ablösung des Rhabdomers von der Sehzelle R7 die Anschnitte der Mikrovilli sehr schräg (Abb. 24h,i,k), wobei die Mikrovilli sogar ein kurzes Stück senkrecht zu ihrer vorherigen Ausrichtung, in der Längsrichtung des Rhabdomers verlaufen können (dies ergibt sich aus Querschnittserien und ist in einem entsprechenden Längsschnitt in Abb. 2a bei Langer & Schneider (1970) sehr gut zu erkennen). Gleichzeitig verengt sich an dieser Stelle der Querschnitt des Rhabdomers in einem geringeren (Beispiel in Abb. 24i) bis zu einem erheblichen Ausmaß (Beispiel in Abb. 25a). Proximal davon geht dann aus der Schräglage der Mikrovilli die für R8 typische Ausrichtung hervor (Abb. 24l,m).

Die beiden gegenübergestellten zentralen Sehzelltypen R7 + R8 unterscheiden sich also morphologisch in

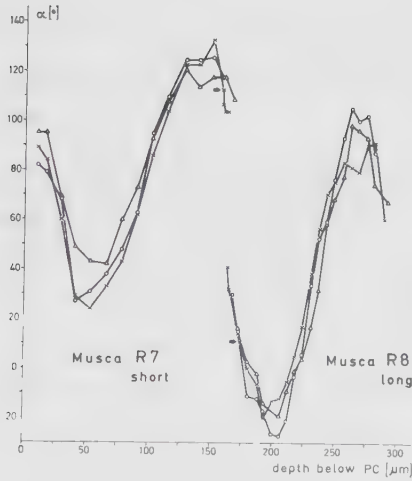


Abb.25b,c: Twistkurven für den zentralen Rhabdomertyp R7s + R8l.

25b: Musca: am Übergang R7/R8 ist das zentrale Rhabdomer im Bereich zwischen den kleinen Pfeilen nicht direkt mit den Sehzellen verbunden (vgl. Abb.24g-n).

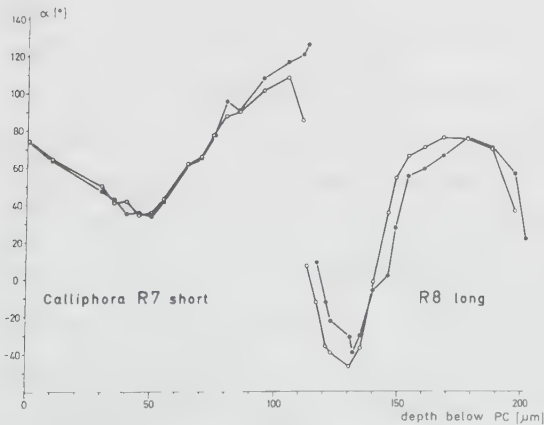


Abb.25c: Calliphora; anderer Maßstab wegen geringerer Rhabdomerlänge.

ihrer Länge, der Lage der Kerne, im Querschnitt des Rhabdomers und im Aussehen des Rhabdomeransatzes und der Übergangszone R7/8.

Ein entscheidender Unterschied besteht aber auch darin, wie die jeweils zusammengehörigen Typen von zentralen Sehzellen R7 und 8 twisten:

b) Der Twistverlauf bei dem zentralen Rhabdomertyp mit kleinerem Querschnitt (R7s + R8l)

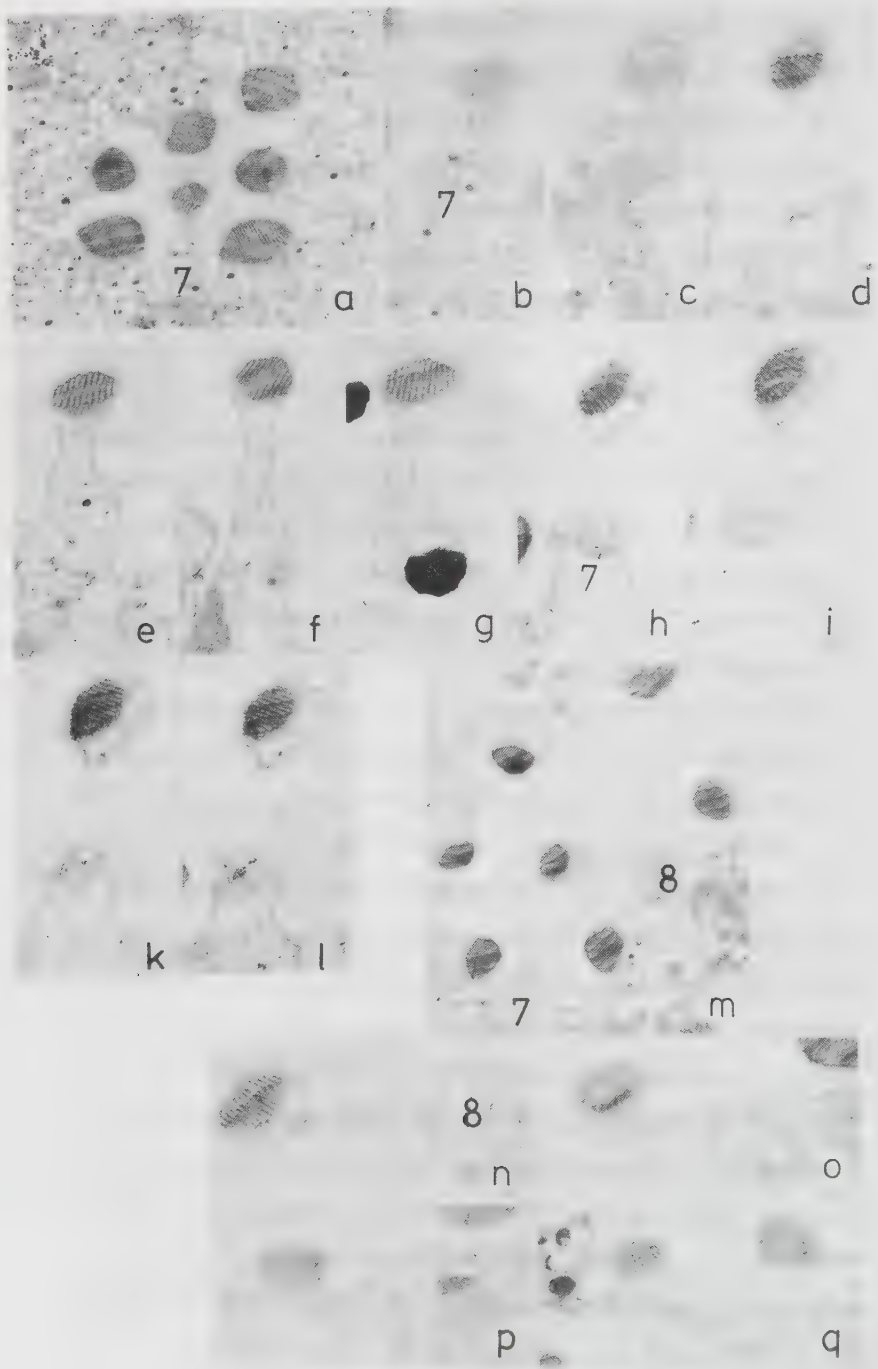
Die Twistkurve für die zu diesem Typ gehörige relativ kurze R7 ist für Calliphora in Abb. 25c und für Musca in Abb. 25b enthalten. Die Mikrovilli des Rhabdomers von R7s weisen am distalen Rhabdomerbeginn etwa in die gleiche Richtung, in die der Plasmafortsatz der Sehzelle R7 verläuft; dies entspricht einem Twistwinkel um ca. 90° relativ zur z-Achse (Abb. 24a, 25b,c). Weiter proximal verdreht sich das Rhabdomer dann zu der Ommatidienhälfte hin, in der R4,5,6 liegen, oder - bezüglich der Augenachsen - so, daß die Mikrovilli in eine zunehmend caudale Richtung weisen (Drehung nach links in Abb. 24a,b,c). Dadurch wird der entsprechende Winkel α , den die Mikrovillirichtungen mit der z-Achse bilden, immer kleiner, bis zu einer Endstellung mit einem Twistwinkel α von ungefähr $20 - 30^{\circ}$ (erstes Maximum der Kurven in Abb. 25b,c; Abb. 24c). Die Twistrate in diesem ersten Abschnitt beträgt ca. 1-2 Grad pro μm . Von dieser ersten Maximalstellung aus twistet das Rhabdomer weiter proximal zurück (Abb. 24d) bis zur distalen Ausgangslage und darüber hinaus (Abb. 24e,f), sodaß die Mikrovilli von R7 nun in die frontal gelegene Ommatidienhälfte mit R1,2,3 weisen

und die Twistwinkel α wesentlich größer als 90° werden (ansteigender Kurvenabschnitt mit einer Twistrate von ca. 1,5 Grad pro μm in Abb. 25b und c). Von einer so erreichten, zweiten Maximalstellung aus (zweites Kurvenmaximum in Abb. 25b,c) drehen die Mikrovilli wieder zurück bis annähernd in die Lage am distalen Rhabdomerbeginn (Abb. 24g), die sie kurz vor dem Übergang des zentralen Rhabdomers auf R8 erreichen. Der Übergangsbereich, in dem das Rhabdomer nicht mit R7 oder R8 direkt verbunden ist (Abb. 24g-n), ist in den Kurven für R7/8 der Abb. 25b mit kleinen Pfeilen markiert. Von den hierfür ausgewerteten Musca-Ommatidien liegen an der Wechselstelle R7/8 fortlaufende Serienschnitte vor; die Unterbrechung zwischen der Twistkurve für R7s und R8l in Abb. 25b entsteht jedoch, weil in diesem Bereich die Mikrovilli eine für diesen zentralen Rhabdomertyp charakteristische Schräglage besitzen (s. oben und Abb. 24h,i,k,l), sodaß hier eine sinnvolle Twistwinkelmessung nicht möglich ist.

Das Rhabdomer der Sehzelle R8l schließt proximal mit einer Richtung der Mikrovilli an, die annähernd parallel dem z-Achsenverlauf ist (Twistwinkel α um ca. 10°) und damit ungefähr senkrecht zur vorangegangenen proximalen Endstellung der R7-Mikrovilli steht; dies ist bereits bei Trujillo & Melamed (1966) beschrieben. Auf diese Feststellung geht die Annahme in der späteren Literatur zurück, daß die Mikrovilli der zentralen Sehzellen R7 und 8 senkrecht aufeinander stehen (Melamed & Trujillo 1968, Trujillo & Bernard 1972, Snyder & Pask 1973, Kirschfeld et al. 1978, Hardie et al. 1979).

Proximal davon dreht das Rhabdomer von R8 dann zum Soma der Sehzelle R7 hin (die Twistwinkel α werden kleiner und erreichen über 0° hinaus negative Werte; Twistrate ca. 2 - 3 Grad pro μm), bis zu einer Stellung, der das erste Maximum der R8-Twistkurve in Abb. 25b und c entspricht (Abb. 24 o). Dann kehrt die Drehung um (ansteigender, mittlerer Kurvenabschnitt für R81 in Abb. 25b,c; Twistrate ca. 3 - 5 Grad pro μm), durchläuft eine Mikrovilli-Ausrichtung wie am Beginn des Rhabdomers R8 (Abb. 24p) und erreicht dann Mikrovillirichtungen, die mit denen der Sehzelle R7 übereinstimmen (Abb. 24q); entsprechend liegen auch die Twistwinkelwerte am zweiten Kurvenmaximum von R81 (Abb. 25b,c) etwa im Bereich um 90° . Proximal von diesem Bereich geht die Drehung wieder zurück, sodaß am basalen Ende dieses zentralen Rhabdomers (Abb. 24r) wieder eine Mikrovillirichtung auftritt, die fast mit der Richtung kurz nach dem Übergang R7 auf R8 übereinstimmt.

Beide Rhabdomere von Sehzelle R7s und von Sehzelle R81 twisten also im Grunde gleich: Ausgehend von einer mittleren Lage am distalen Rhabdomerbeginn drehen sie sich zuerst in eine Richtung, dann über die Mittellage hinweg in die andere Richtung, und schließlich ungefähr in die Ausgangsposition zurück; dies bedingt die symmetrische Gestalt ihrer Twistkurven mit je 2 Maxima. Diese Feststellungen gelten sowohl für Calliphora als auch für Musca (vgl. Abb. 25b mit Abb. 25c). Die Twistkurven von R7 und R8 bei diesem Rhabdomertyp stimmen auch deshalb gut überein, weil hier das durchschnittliche

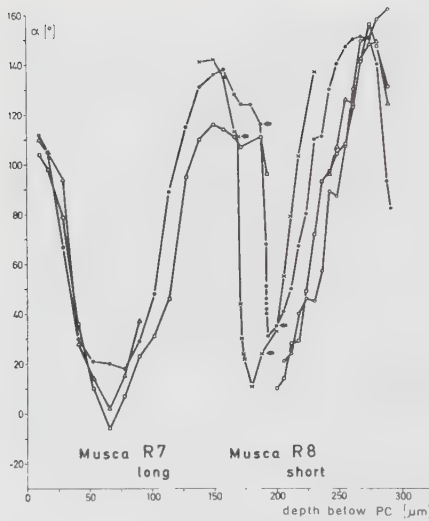


Längenverhältnis R7:R8 wie ca. 2/3:1/3 der Ommatidienlänge wegen der relativ kurzen R7s und der relativ langen R8l nahezu zu einem Verhältnis 1/2:1/2 der Gesamtlänge verschoben ist, die beiden Rhabdomerlängen also näherungsweise gleich sind. Außerdem besteht eine Ähnlichkeit dieser Twistkurven zu dem in III. A besprochenen Twistverlauf der peripheren Sehzellen, der sich in ziemlich gleicher Form lediglich über die ganze Länge des Ommatidiums erstreckt.

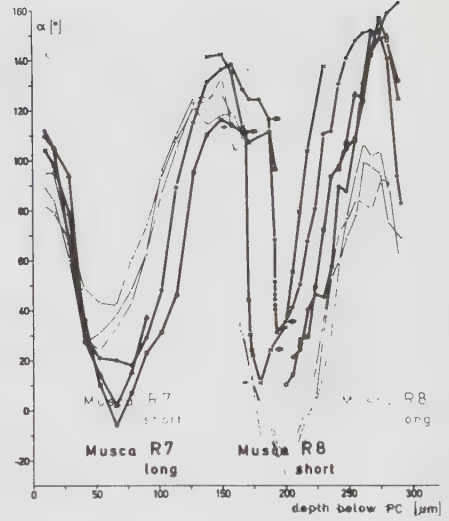
c) Der Twistverlauf bei dem zentralen Rhabdomertyp mit größerem Querschnitt (R7l + R8s)

Der Twistverlauf des relativ langen Rhabdomers R7l dieses zweiten zentralen Rhabdomertyps (Abb. 26a-g) läßt sich ohne weiteres vom Twisten der R7s ableiten, wenn man hier die für periphere Sehzellen gefundene Regel einbezieht, daß längere Rhabdomere die gleiche Twistform in stärkerer Ausprägung zeigen wie kurze Rhabdomere. Dies trifft genau für R7l im Vergleich zu R7s zu: Die distale Ausgangsstellung dieser Rhabdomere von R7l liegt bei einem etwas höheren Twistwinkelwert (vgl. auch Abb. 26a mit Abb. 24a); die erste Twistphase

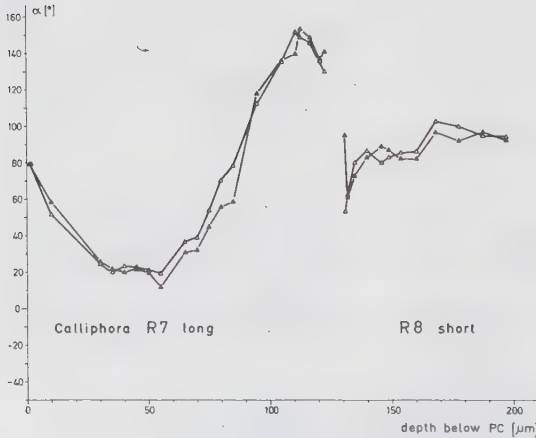
Abb. 26: Twistverlauf bei dem zentralen Rhabdomertyp R7l + R8s mit größerem Durchmesser (Musca); alle Bilder vom gleichen Ommatidium und mit einheitlicher Orientierung. 26a: Ommatidium 10 µm unter dem Pseudoconus (8700 x). 26b-g (14 800 x): Twisten bei R7l, Schnitt-Tiefen: 17 µm, 41 µm, 102 µm, 128 µm, 150 µm, 188 µm. 26h-l (14 800 x): Übergang R7l-R8s, alle Bilder von 192 µm. 26m (7500 x): Ommatidium mit R8 bei 200 µm. 26n-g (14 800 x): Twisten bei R8s (stark twistende Form) in den Tiefen: 212 µm, 231 µm, 256 µm, 292 µm.



a



b



c

Abb. 27: Twistkurven für den zentralen Rhabdomertyp R71 + R8s.
 27a: *Musca*; sehr stark twistende Modifikation von R8s. Zwischen den Pfeilen ist das zentrale Rhabdomer an der Wechselstelle R7/8 ohne direkte Verbindung zu den Sehzellen (vgl. Abb. 26h-1). 27b: Übereinanderkopierte Twistkurven zum direkten Vergleich der beiden zentralen Rhabdomertypen. Das stärkere Twisten von R71, der um ca. 30 μm spätere Übergang auf R8s, und die verschiedenen Twistrichtungen der beiden 8. Sehzelltypen werden deutlich. 27c: *Calliphora* (anderer Maßstab): kaum twistende Modifikation von R8s bei kurzen Ommatidien.

(Abb. 26a-c) erfolgt mit höherer Twistrate (ca. 2 - 3 Grad pro μm) bis zu einem niedrigeren α -Wert (um 0° , bei dieser Maximalstellung sind die Mikrovilli von R7 ganz parallel zur z-Achse, erkennbar auch in Abb. 26c im Vergleich mit Abb. 24c); da die folgende Twistphase (Abb. 26d-f) bis zu einem etwa gleich hohen oder höheren zweiten Maximalwert im Vergleich zur R7s-Kurve führt (Abb. 27,25), muß hier die Twistrate ebenfalls höher sein: ca. 2,5 - 3 Grad pro μm . Die Mikrovillirichtung am proximalen Ende ist bei R7l und R7s ungefähr gleich (Abb. 26g, Abb. 24g).

Im Übergangsbereich von R7l auf R8s (Abb. 26g-m) ändert sich die Ebene der Mikrovillischichten nicht. In diesem kurzen Abschnitt ohne direkte Verbindung des zentralen Rhabdomers zu den Somata von R7/8 (in Abb. 27a bei 2 Einzelkurven wiederum durch kleine Pfeile markiert) ist deswegen eine eigene Twistphase mit sehr hoher Twistrate (40 - 60 Grad pro μm) meßbar, die bei dem zentralen Rhabdomertyp R7s + R8l nicht vorhanden ist.

Der Anteil der proximal folgenden Sehzelle R8s am zentralen Rhabdomer macht - im Gegensatz zu R8l - nur etwa 1/3 oder weniger der Gesamtlänge aus; dies ergibt bei sehr langen Ommatidien rund 100 μm , bei kurzen rund 60 - 70 μm . Mit diesem Längenunterschied hängt es vermutlich zusammen, daß bei (morphologisch sonst völlig gleichen) 8. Sehzellen vom Typ R8s zwei verschiedene Arten des Twistens auftreten: Ihre Rhabdomere weisen distal ungefähr die gleiche Mikrovillirichtung wie der Typ R8l auf, also etwa parallel zur z-Achse, mit einem Twistwinkel α

von ca. $10 - 20^{\circ}$ (Abb. 27a,b; 26m). Im Gegensatz zu R8l dreht sich proximal das Rhabdomer von R8s jedoch nur in eine Richtung, vom Soma R7 weg (da also die beiden Sehzelltypen am Anfang in entgegengesetzte Richtungen twisten, ist dieser Bereich zum Auswerten ihrer Verteilung im Ommatidienraster besonders geeignet, s. folgender Abschnitt: 1.d) sowie Abb. 29-31). Alle Rhabdomere von R8s twisten kontinuierlich und relativ stark (Twistrate ca. 3-4 Grad pro μm) bis zu einer 90° -Stellung ihrer Mikrovilli bezüglich der z-Achse (Abb. 26n,o). Der weitere Twistverlauf ist unterschiedlich: Die R8s-Rhabdomere in längeren Ommatidien drehen sich weit über diese Stellung hinaus (Abb. 26p) bis zu einem Kurvenmaximum, das in seinem $\angle$ -Wert (um 150° , Abb. 27a) noch über dem zweiten Maximum der distalen R7l liegt; dann folgt eine ebenso rasche Rückdrehung (Twistrate ca. 5 - 6 Grad pro μm), durch die an der Basalmembran die 90° -Stellung wieder annähernd erreicht wird (Abb. 26q,27a). Die Rhabdomere R8s in kürzeren Ommatidien dagegen behalten die erreichte 90° -Stellung der Mikrovilli zur z-Achse bis zu ihrem proximalen Ende mit einigen Schwankungen des Twistwinkels bei (Abb. 27c); die resultierende Twistkurve (Abb. 27c) kann man als modifizierte Kurve der längeren Rhabdomere R8s betrachten, bei der das Maximum und die proximale Rückdrehung extrem reduziert sind. Die Sehzellen vom Typ R8s unterscheiden sich also darin, daß diejenigen mit längeren Rhabdomeren stark twisten, ihr Twistverlauf stimmt mit dem zweiten Twistabschnitt von R7l praktisch überein, während diejenigen mit kürzerem

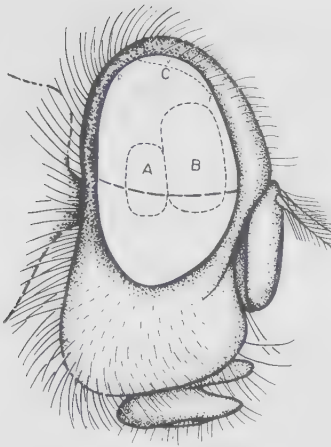


Abb.28: Skizze eines Calliphora-Kopfes mit eingezeichneten Untersuchungsbereichen des rechten Auges: Medio-lateraler Bereich A, dorsofrontaler Bereich B, dorsaler Randbereich C mit Vertex (V), frontaler (f) und parietaler (p) Zone. Der ungefähre Verlauf des Augenäquators ist angegeben.

Rhabdomer zum größten Teil nicht twisten. Dies dürfte auch einen funktionellen Unterschied bedingen (s. IV.).

d) Das Auftreten der unterschiedlichen Twist-Typen bei R7/8 in verschiedenen Augenbereichen von Calliphora

Offenkundig ist auch bei den beschriebenen zentralen Sehzellen die Art des Twistverlaufs mit der jeweiligen Länge eines Rhabdomers korreliert; diese hängt wiederum von der Gesamtlänge eines Ommatidiums ab, die bei Calliphora vom Augenrand zur Augenmitte um maximal etwa 100 μm variieren kann. Entsprechend stellte sich auch heraus, daß sowohl die beiden Typen des zentralen Rhabdomers als auch die 2 Twistformen des Sehzelltyps R8s nicht gleichmäßig im Auge verteilt sind, sondern in einzelnen Augenbereichen mit ganz unterschiedlicher Häufigkeit auftreten.

In der Skizze eines Calliphora-Kopfes in Abb. 28 sind alle Augenbereiche angegeben, die insgesamt jeweils am rechten Auge von Calliphora-Männchen untersucht wurden. Der größere Teil der Untersuchungsfelder liegt in der dorsalen Augenhälfte, ein kleinerer Teil reicht über den Äquator hinweg in die ventrale Hälfte; in dieser Zone konnten zwischen dem Bereich über und unter dem Augenäquator keine Unterschiede festgestellt werden, wohl aber, wenn man von einem Bereich in der lateralen Augenmitte (Bereich A in Abb. 28) am Äquator entlang zum Frontalbereich (B in Abb. 28) geht. Der laterale Bereich A beinhaltet nahezu ausschließlich die längeren Ommatidien des Fliegenauges (260 - 300 μm); hier treten keine verschiedenen zentralen Sehzelltypen auf, sondern

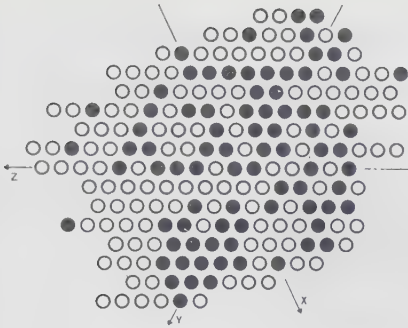


Abb. 29: Verteilung der beiden zentralen Rhabdomertypen im Ommatidienraster des frontalen Bereichs B (*Calliphora*). Kleineres Feld mit 46 Ommatidien mit dem Rhabdomertyp R7s+R8l (weiße Kreise) und 33 Ommatidien mit dem Typ R7l+R8s (schwarze Kreise), Verhältnis ca. 3:2. Die Positionen der Ommatidien entsprechen denen des Ultradünnschnitts. Frontal = rechts. (Publiziert in Smola & Meffert 1979)

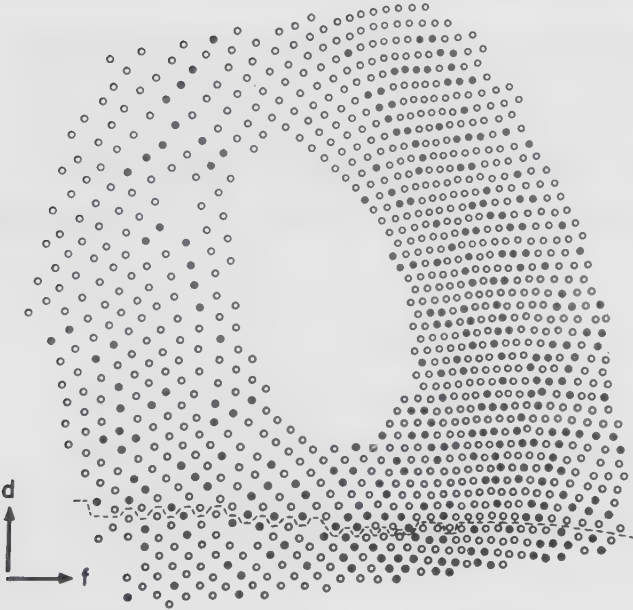


Abb. 30: Verteilung der zentralen Rhabdomertypen im Ommatidienraster des Bereichs B im *Calliphora*-Auge. Das hier ausgewertete Feld umfaßt den größten Teil dieses dorsofrontalen Augenbereichs, der Äquatorverlauf ist eingezeichnet. Enthalten sind 794 Ommatidien mit R7s+R8l (weiße Kreise) und 269 Ommatidien mit R7l+R8s (schwarze Kreise); Verhältnis ca. 3:1. Die Ommatidien-Positionen wurden aus der Original-Fotomontage übertragen. Fehlende Positionen: Diese zentralen Rhabdomere konnten aus technischen Gründen nicht ausgewertet werden. Die Dorsal- und Frontal-Richtung ist angegeben (d, f).

ausschließlich Ommatidien mit dem einheitlichen zentralen Rhabdomertyp R7s + R8l mit kleinerem Rhabdomerquerschnitt. In einigen Schnittflächen konnten nur ganz am Rand (und zwar immer am frontal gelegenen!) einige wenige Ommatidien mit dem zweiten zentralen Rhabdomertyp festgestellt werden.

Im dorsofrontalen Augenteil (Bereich B, Abb. 28) dagegen (mit ca. 200 - 250 μ m langen Ommatidien) traten immer beide zentrale Rhabdomertypen nebeneinander in einem irregulären Muster auf. Die Auswertung eines kleineren, frontal gelegenen Ommatidien-Feldes ergab ein zahlenmäßiges Verhältnis der beiden Rhabdomertypen R7s + R8l zu R7l + R8s wie annähernd 3:2 (Abb. 29, publiziert in Smola & Meffert 1979). Die gleiche Auswertung des Musters in einer einzigen, sehr großen Schnittfläche (Abb. 30) ergab jedoch ein Verhältnis der Typen R7s + R8l und R7l + R8s von ziemlich genau 3:1; da dieses Areal mit ca. 1100 Ommatidien etwa 1/5 der gesamten Ommatidien im Auge des Calliphora-Männchens und damit fast den ganzen dorsofrontalen Augenbereich beinhaltet, dürfte dieses Verhältnis 3:1 für das Auftreten der beiden Rhabdomertypen im gesamten frontalen Augenteil repräsentativ sein.

Die beiden Typen der zentralen Rhabdomere finden sich auch im dorsal gelegenen Bereich C (Abb. 28). Die Auswertung von ca. 400 Ommatidien in dem dorsolateralen, dorsoparietalen sowie dorsofrontalen Augenbereich, der an den dorsalen Augenrand anschließt, ergibt hier ein Verhältnis des Rhabdomertyps R7s + R8l zu R7l + R8s wie

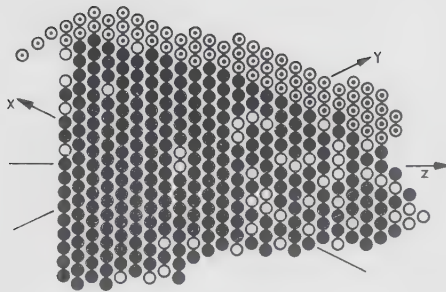


Abb.31: Zentrale Rhabdomertypen im Ommatidienraster des dorsalen Randbereichs C im *Calliphora*-Auge. Das ausgewertete Feld enthält 286 Ommatidien mit dem Typ R7s+R8l (schwarze Kreise), 46 Ommatidien mit R7l+R8s (weiße Kreise) und 66 Randommatidien (Kreise mit schwarzem Punkt). Die Positionen der Ommatidien wurden der besseren Überschaubarkeit halber in ein rechtwinkliges Koordinatensystem transformiert. Frontal = links.

etwa 6:1 (Abb. 31). Insgesamt dürfte also im Auge des Calliphora-Männchens der zentrale Rhabdomertyp mit dem kleineren Querschnitt (R7s + R81) wesentlich häufiger auftreten; in früheren Arbeiten ist dementsprechend fast nur dieser Typ beschrieben oder in den Abbildungen zu sehen (Trujillo 1965, Trujillo & Melamed 1966, Langer & Schneider 1970).

Innerhalb des Untersuchungsbereichs B (Abb. 28) tritt beim Calliphora-Männchen die stark twistende Form (vgl. Abb. 26, 27a) des Sehzelltyps R8s nur in einer relativ schmalen Zone mit Ommatidienlängen um ca. 250 μm auf, die unmittelbar an den lateralen Augenbereich A anschließt, der eine einheitliche Population des zentralen Rhabdomertyps R7s + R81 besitzt; dies bestätigt sich auch bei ähnlich langen Ommatidien aus der Augenmitte eines Musca-Männchens. Im größeren Restbereich zur frontalen Augenseite hin, mit ungefähr 200 μm langen Ommatidien, findet sich dagegen bei Calliphora die nicht bzw. kaum twistende Form von R8s (vgl. Abb. 27c). Im dorsalen Bereich C des Calliphora-Auges (Abb. 28) dagegen wurden bei Ommatidienlängen zwischen 190 - 230 μm Formen des Sehzelltyps R8s festgestellt, die relativ stark twisten oder mit reduzierten Twistraten einen Übergang zur kaum twistenden Form des Frontalbereichs zeigen (Abb. 27c); die Korrelation der Twistform zur Rhabdomerlänge trifft hier also nicht so eindeutig zu (s. Abb. 42).



Abb. 32a: Fotomontage eines lichtmikroskopischen Semidünnschnitts durch den Bereich des dorsalen Augenrands von *Calliphora* (ca. 1400 x, Phasenkontrast). Enthalten ist ein Abschnitt von Ommatidienbogen Nr. 6 (frontal) bis Nr. 23 (parietal); Bogennummern und Frontalrichtung (f) sind eingezeichnet. Die Lage der ausgewerteten Ommatidien ist mit Doppelkreisen angegeben (5 Randommatidien in Reihe 15 + 16 und 4 normale Ommatidien in Reihe 15, 17 und 20). Reihe 23, weiße Sternchen: 2 Ommatidien mit anomaler Zahl von 7 peripheren Rhabdomeren.

2. Nichttwistende zentrale Sehzellen am dorsalen
Augenrand von Calliphora:

a) Lage der Randommatidien im Auge des Calliphora-
männchens

Der dorsale Untersuchungsbereich C in Abb. 28 wurde so gelegt, daß genau in seiner Mitte der Vertexbereich des Auges enthalten war, der am meisten dorsal gelegene Punkt des Auges in unmittelbarer Nachbarschaft der langen Ocellarborsten, an dem Augenvorder- und -hinterrand in einem scharfen Knick zusammenlaufen (Abb. 32). Dieser Punkt liegt beim Calliphora-Männchen am Rand des Ommatidienbogens Nr. 14/15 (nach dem System von Gemperlein 1969) und blickt in Normalhaltung des Fliegenkopfes ziemlich genau vertikal nach oben. Der gesamte untersuchte Bereich erstreckt sich vom Ursprung des Ommatidien-Bogensystems am frontalen Augenrand, dem Bogen Nr. 1, caudalwärts über den Bogen Nr. 15 im Zentrum bis zum 30. Bogen in der Parietalregion des Fliegenauges; der Großteil davon ist in dem Semidünnschnitt in Abb. 32a enthalten, die Nummern der Ommatidienbögen und die Augen-Frontalseite sind angegeben. Jeweils die ersten 2 - 4 Ommatidien jedes Bogens sind Randommatidien (vgl. Abb. 31), die sich morphologisch von den darauffolgenden Ommatidien unterscheiden (s. folgender Abschnitt 2b). In Abb. 32a sind die Ommatidien angegeben, die auch auf ihren Twistverlauf hin ausgewertet wurden (Abb. 42): 5 Randommatidien in den Reihen 15 bzw. 16 (Nr. 15/1,2,3 und 16/1,2) und 4 an den Randbereich anschließende Ommatidien (Nr. 15/5,6, Nr. 17/5 und Nr. 20/4), die denen in



Abb. 32b: Mikrovisuellrichtungen der Rhabdomere R7 in den Randommatridien des dorsalen Augenrands. Die Positionen der Rhabdomere (Kreise) wurden aus der in 32a abgebildeten Fotomontage übertragen, die Ausmessungen erfolgten an einem korrespondierenden EM-Schnitt. Der Augenrand ist gestrichelt eingezeichnet, Augenvertex (V), parietaler und frontaler Randbereich sind angegeben, ebenso die Frontalrichtung (f). Rechts oben: Lage der bei den Winkelmessungen verwendeten Bezugsachse (vgl. Abb. 42a,b).

Augenmitte gleichen; Ommatidium Nr. 15/5 besitzt den zentralen Rhabdomertyp R7s + R8l (s. Abb. 41a-d), Nr. 15/6 eine Übergangsform zum Typ R7l + R8s, und in Nr. 17/5 und 20/4 befindet sich die stark twistende Form des Sehzelltyps R8s (vgl. Abb. 41e+f und 42b). Nach den Angaben von Wada (1974a) machen die Randommatidien im Auge des Calliphora-Weibchens etwa 3% der Gesamtommatidien aus; sollte dies auch für das Auge des Männchens gelten, würde der hier untersuchte Bereich mit 66 Randommatidien (Abb. 31) ungefähr 1/3 der beim Männchen anzunehmenden Gesamtzahl von ca. 180 Randommatidien umfassen.

In der lichtmikroskopischen Fotomontage der Abb. 32a wurden in einer Tiefe von 52 μ m unter dem PC die Mikrovillirichtungen der zentralen Sehzellen R7 über den erfaßten Bereich aller dorsalen Randommatidien kartiert (Ommatidienbogen Nr. 6 bis Nr. 23); die eingetragenen Richtungen wurden relativ zu einer gemeinsamen Bezugsachse aus einem korrespondierenden Ultradünnschnitt herausgemessen. Die Richtungsvektoren der zentralen Rhabdomere divergieren maximal zwischen den beiden äußersten Ommatidien des gezeigten Randbereichs (Nr. 6/1 und 23/1) um 136° . Die Vektoren in den Ommatidienreihen des frontalen (Bogen 6 bis 14) und des parietalen Augenrandes (Bogen 15 bis 23) liegen annähernd spiegelsymmetrisch zueinander, die gedachte Spiegelebene geht etwa durch den Augenvertex (14./15. Ommatidienbogen). Dies gilt auch für die proximal liegende Ebene der R8. Deren Mikrovilli stehen etwa in einem Winkel von $60 - 70^\circ$ zu denen der jeweiligen

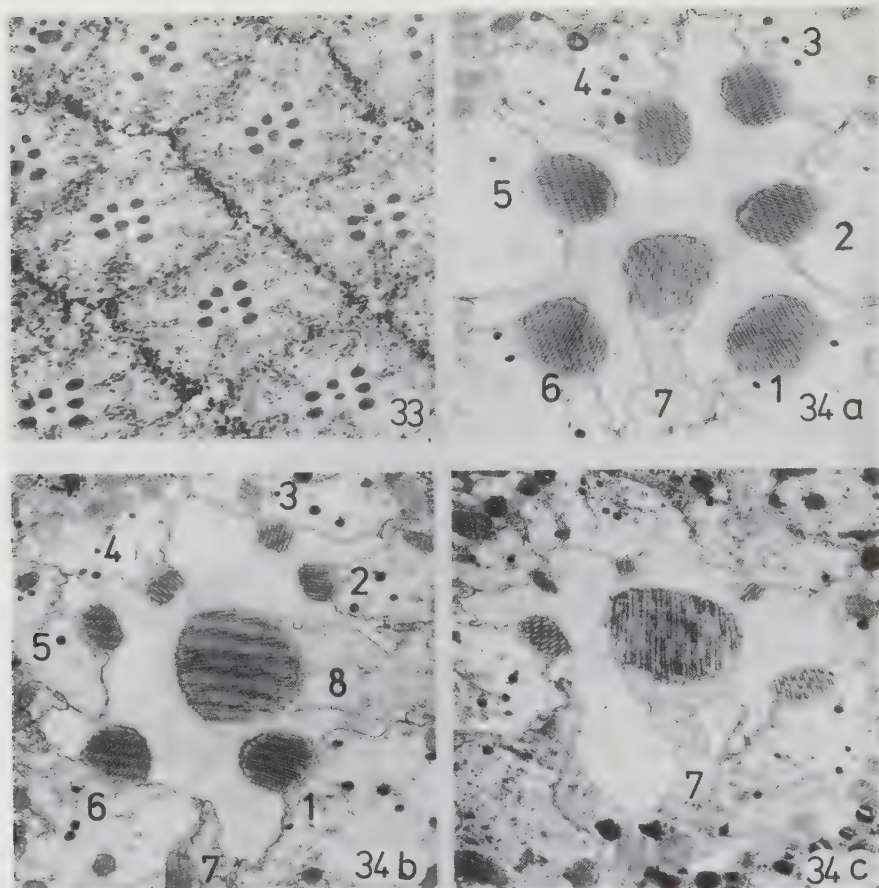


Abb. 33 (1800 x): Übergang von normalen Ommatidien (rechts unten, 4 Ommatidien) zu Randommatidien (links oben, 5 Ommatidien) mit zentralen Rhabdomeren von vergrößertem Durchmesser.

Abb. 34 (11 300 x): Beispiele von Randommatidien mit zunehmender Reduktion der dem Augenrand nächstliegenden peripheren Rhabdomere (R2-5) und Vergrößerung des zentralen Rhabdomerquerschnittes.

34a: Randommatidium Nr. 17/2. Die Rhabdomere R3 und R4 haben einen geringfügig kleineren Querschnitt als die üblichen peripheren Rhabdomere. Der Rhabdomerquerschnitt R7 ist etwas größer als bei den peripheren Rhabdomeren.

34b: Randommatidium Nr. 14/1 mit erheblich reduzierten Rhabdomerquerschnitten R1-6 und stark vergrößertem Rhabdomer R8.

34c: Ommatidium Nr. 16/1, direkt am Augenrand. Nur 5 periphere Sehzellen mit kleinen Somata, die 3 oberen Rhabdomere auf wenige Mikrovilli reduziert. Sehr großes Rhabdomer R7 mit ausgeprägtem Ansatz zwischen Zellzipfeln, links unten Kern R7, rechts oben peripherer Sehzellkern. (Alle 3 Bilder: 11 300 x).

R7 (vgl. Abb. 42a). Dies ist unterschiedlich zu der Wechselstelle R7/R8 der zentralen Rhabdomere in anderen Augenbereichen, wo die Mikrovilli von R8 etwa senkrecht zu denen von R7 stehen (vgl. Abb. 24,25).

b) Morphologische Charakteristika der Randommatidien gegenüber anschließenden normalen Ommatidien

Das Foto der Abb. 33 zeigt den Übergang von normalen Ommatidien, die den in Augenmitte beschriebenen gleichen (rechts unten), zu Randommatidien (links oben). Die morphologische Tendenz ist sofort zu erkennen: Die Rhabdomerflächen der peripheren Sehzellen R1-6 werden umso mehr reduziert, je näher sie dem Augenrand liegen (linker Bildrand), wohingegen die Querschnitte der zentralen Rhabdomere von R7 zum Augenrand hin sehr stark zunehmen. In diesen beiden Merkmalen heben sich die Randommatidien in charakteristischer Weise von normalen Ommatidien ab; die folgenden Abbildungen (Abb. 34 bis 36) zeigen verschiedene Ausprägungsformen dieser Merkmale, die für die unterschiedlichen Randommatidien beispielhaft sind.

Das Ommatidium in Abb. 34a (2. Ommatidium des 17. Ommatidienbogens: Nr. 17/2) zeigt die typische Struktur vieler Randommatidien in 2. und 3. Reihe: Das Rhabdomer von R7 ist etwas größer oder gleich groß wie die Rhabdomere von R1 und R6; in der Reihe der peripheren Rhabdomere ist in Richtung Augenrand, von R1 nach R3 und von R6 nach R4, eine geringfügige Verkleinerung zu bemerken. Abb. 34b (14. Bogen, Nr. 1) zeigt dagegen die typische Ausprägung von Ommatidien direkt am Augenrand (der Schnitt liegt im

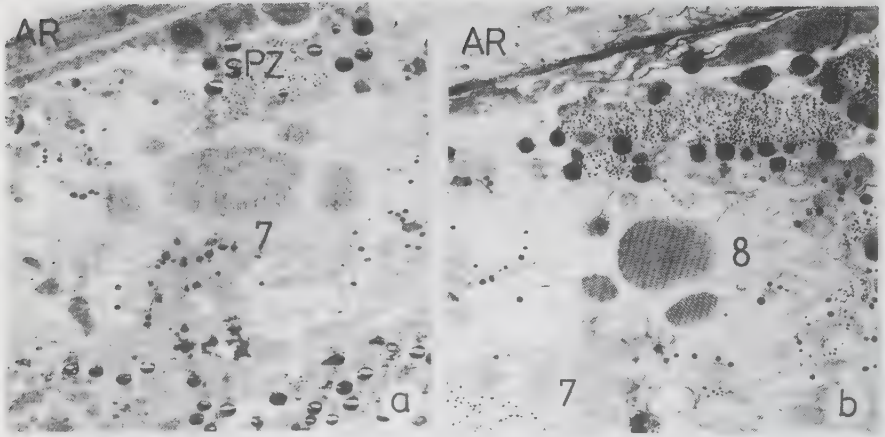


Abb.35a,b (9000 x): Ommatidium Nr. 17/1 direkt am Augenrand (links oben, AR), Schnitt im Bereich von R7 (35a) und R8 (35b). Reduktion auf 4 periphere Sehzellen mit kleinen Soma- und Rhabdomerquerschnitten. Anstelle einer 5. Sehzelle gegenüber dem zentralen Rhabdomer (oben, SPZ) ist eine sekundäre Pigmentzelle ins Ommatidium eingefügt. In 35b ist ein peripheres Rhabdomer bereits verschwunden. Die Sehzelle R7 (35a) ist angefüllt mit Mitochondrien, Pigmentkörnern und dunklen Abbauprodukten, links unten Zellkern.

Bereich von R8): Die Fläche des zentralen Rhabdomers ist noch erheblich weiter vergrößert, die der peripheren Rhabdomere stark reduziert, wobei die vorherige Relation zwischen den randfernen R1 und R6 und den randnahen R3 und R4 wieder gilt. Der rhabdomertragende Fortsatz von R8 entspringt in besonderer Weise zwischen zwei vorgezogenen Zellzipfeln neben den Desmosomen, eine Eigentümlichkeit, die bei diesen randständigen zentralen Sehzellen mit sehr stark vergrößertem Rhabdomer oft zu finden ist. Bei der Sehzelle R7 des Rannommatidiums Nr. 16/1 (Abb. 34c) ist dieser Ansatz sehr stark ausgeprägt; die Querschnitte der Rhabdomere von R2-4 direkt neben dem Augenrand sind bis auf wenige Mikrovilli reduziert, ebenso sind die Somaquerschnitte der peripheren Sehzellen verkleinert. Die Zelle R6 fehlt ganz, ihr Platz wird vom Soma R7 mit Zellkern eingenommen. Eine noch extremere Situation liegt bei dem ebenfalls sehr randnahen Ommatidium Nr. 17/1 in Abb. 35a mit einem übergroßen Rhabdomer der Sehzelle R7 vor (zum Vergleich: Nr. 17/2 in Abb. 34a), in deren Soma eine extrem dichte Mitochondrienpackung auffällt. Hier sind nur noch 3 stark verkleinerte periphere Sehzellen vorhanden, der Platz der fehlenden 2 wird hier interessanterweise durch eine sekundäre Pigmentzelle überbrückt. Dies bleibt auch auf Höhe der R8 so (Abb. 35b), deren Soma bereits ca. 10 μ m unter dem Pseudoconus zwischen R1 und R2 vorhanden ist (Abb. 35a); zusätzlich verschwindet hier noch das Rhabdomer von R2. Eine in jeder Beziehung abweichende, einzelne Ausnahme-Erscheinung stellt

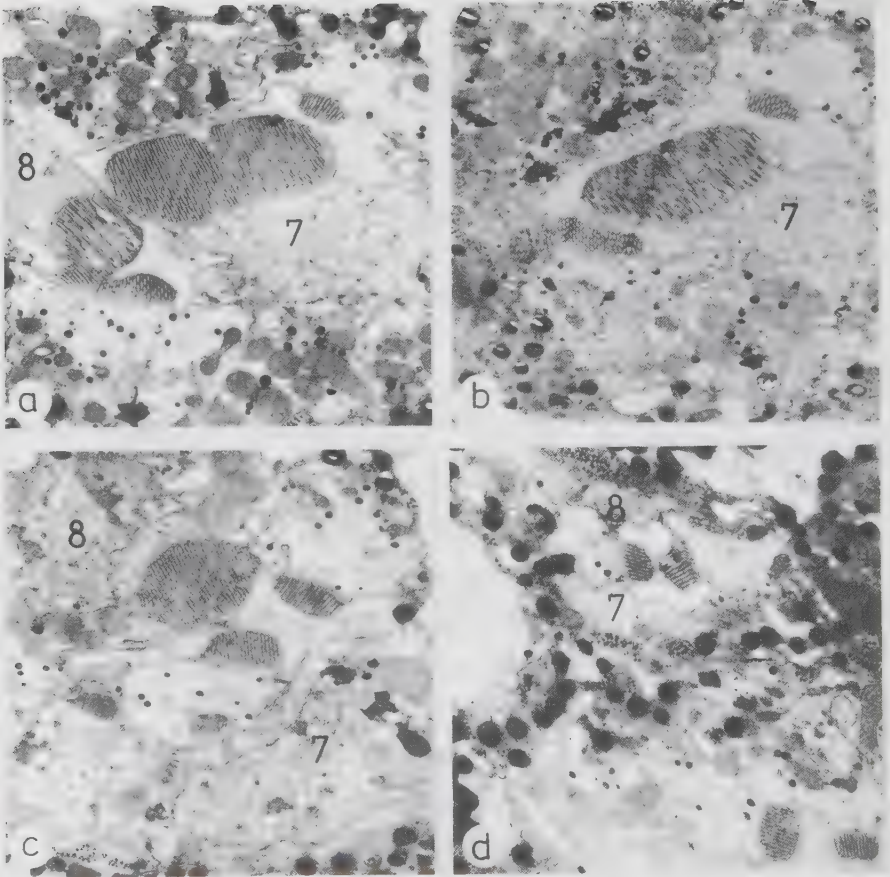


Abb.36a-d (11 300 x): Randommatidium Nr. 15/1, Schnittserie von distal nach proximal in 6 μm , 11 μm , 16 μm , und 65 μm Tiefe unter dem Pseudoconus. Das Ommatidium enthält nur 2 kleine periphere Sehzellen, ein riesiges zentrales Rhabdomer R7 (36a,b) und distal daneben ein kleineres Rhabdomer von R8 (linker Ommatidienteil). Die Somata von R7 und R8 beinhalten zahlreiche Mitochondrien, Pigmente und dunkle Abbau- produkte (36a,b,c). In 36b ist nur noch Rhabdomer R7 vorhanden; in 36c hat R8 an einer anderen Stelle einen proximalen Rhabdomerabschnitt, das Rhabdomer R7 ist zu Ende. Hier sind die Kerne von R7, R8 und einer peripheren Sehzelle getroffen. In 36d sind noch die 2 peripheren Rhabdomere und die Somata von R7 und 8 zu sehen, rechts unten ein Teil des anschließenden Randommatidiums 15/2 (vgl. auch Abb. 32a).

das Ommatidium Nr. 15/1 direkt am Vertex (vgl. Abb. 32a) dar (Abb. 36a-d). Dieses Ommatidium besteht praktisch nur noch aus den beiden großen zentralen Sehzellen R7 und 8, neben 2 im Querschnitt winzigen peripheren Zellen mit entsprechend kleinen Rhabdomeren. Das Zentrallumen dieses Ommatidiums wird fast völlig von dem überdimensionalen Rhabdomer R7 erfüllt; daneben besitzt hier die R8 bereits am distalen Ommatidienbeginn unter dem Pseudoconus ein kleineres Rhabdomer (Abb. 36a). Auffallend sind im Soma von R8 die hohe Mitochondrienzahl und eine Anzahl elektronendichter Einschlüsse (Abb. 36a,b), die auch in R7 (Abb. 36c) und bei der R7 in Abb. 35a zu sehen sind. In Höhe der Zellkerne von R7 und R8 (ca. 15 μm unter dem PC) endet das Rhabdomer von R7 (Abb. 36c), während R8 (an einer anderen Stelle des Somas) einen weiteren Rhabdomerabschnitt ausbildet (dessen optische Kopplung mit dem von R7 nicht sicher nachgewiesen werden konnte, aber wohl vorhanden ist). Kurz danach (ca. 20 μm unter dem PC) endet auch dieses zentrale Rhabdomer, während die 2 peripheren Rhabdomere, zusammen mit den Somata von R7 und 8 (Abb. 36d), noch bis 76 μm unter dem PC weiterlaufen.

Dieses zuletzt beschriebene Merkmal weisen die querschnittsvergrößerten zentralen Rhabdomere aller Randommatidien auf: Sie enden bereits ungefähr in der Hälfte des Ommatidiums, während die (querschnittsreduzierten) peripheren Rhabdomere über die ganze Ommatidienlänge weiterlaufen. Die peripheren Rhabdomere aller Randommatidien (mit obigem Ausnahmefall) besitzen deshalb

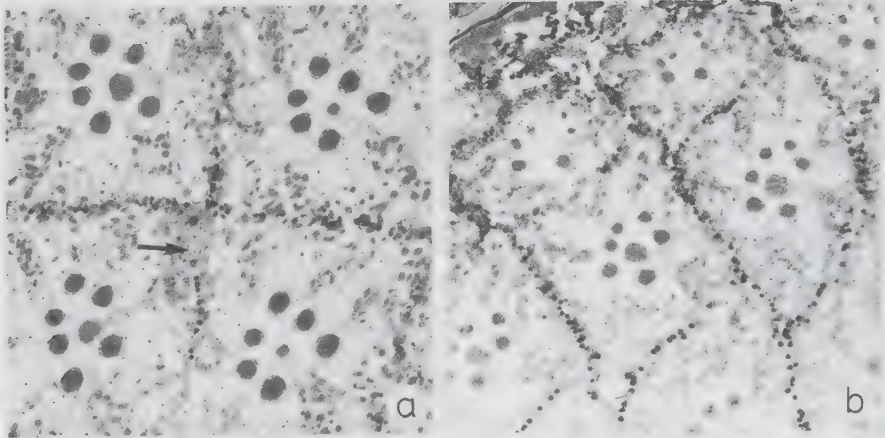
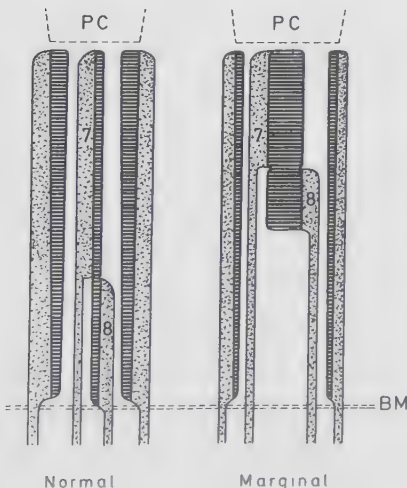


Abb.37a: (Schnitttiefe 99 μm unter dem Pseudoconus): Bei den 2 Randommatidien (links) ist bereits das Rhabdome R8 vorhanden (Pfeil: Zellkern R8), während in den normalen Ommatidien (rechts) noch das Rhabdome R7 mit wesentlich kleinerem Querschnitt zu sehen ist. Die Mikrovillirichtungen dieser R7 entsprechen der 2. Twistphase in Abb.25. Die peripheren Rhabdomere aller Ommatidien besitzen Twistwinkel, die mit denen in Abb.9 in entsprechender Schnitttiefe übereinstimmen (3000 x).

37b: Die ersten Randommatidien (oben) sind bereits ohne zentrales Rhabdome, die in 2. Reihe noch mit Rhabdome R8. Einige periphere Rhabdomere haben bereits Twistwinkel, die für den proximalen Twistabschnitt (Abb.9) typisch sind. Links oben: Augenrand (3000 x).

eine normale Länge von ca. 190 - 210 μm , verglichen mit den anschließenden normalen Ommatidien von ca. 190 - 230 μm ; deren zentrale Rhabdomere sind jedoch ebenso lang, während die der Randommatidien im Mittel nur 90 - 130 μm erreichen. Entsprechend diesen Verhältnissen besitzen in dem 99 μm tiefen Schnitt der Abb. 37a die beiden Randommatidien (links) bereits ihre R8 (deren Rhabdomer kurz danach endet), während die beiden normalen Ommatidien daneben noch die R7 zeigen. Etwas proximal davon ist das Rhabdomer von R8 nur bei den Randommatidien in 2. und 3. Reihe vorhanden, bei den randständigen in 1. Reihe laufen nur noch die peripheren Rhabdomere weiter (Abb. 37b). Diese Relationen, wie sie auch bei den 4 mit Serienschnitten verfolgten Randommatidien und 4 anschließenden normalen Ommatidien vorliegen (vgl. Abb. 40,41,42), sind im Längsschnitt-Schema (unten) nochmals veranschaulicht.



Verhältnisse bei normalen (links) und Rand-Ommatidien (rechts) im Schema: Vergleich von relativer Rhabdomer-Länge und -Durchmesser bei den peripheren und zentralen Sehzellen (PC = Pseudoconus, BM = Basalmembran).

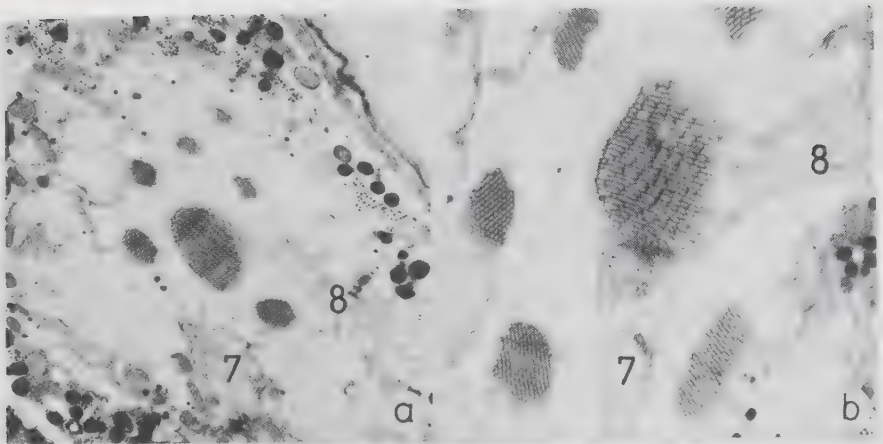


Abb.38a: Übergang R7/R8 bei einem Randommatidium, rechts oben Augenrand (6800 x).

38b: In Ausnahmefällen ist das zentrale Rhabdome in Randommatidien am Übergang R7/R8 mit beiden Sehzellen gleichzeitig verbunden (15 800 x).

Der Übergang von den Rhabdomeren R7 auf R8 der Randommatidien (Abb. 38a) verläuft so wie bei dem in IV. C 1 beschriebenen zentralen Rhabdomertyp R71 + R8s: Aus Schnitten, in denen diese Übergangsstelle getroffen war, kann entnommen werden, daß hier die Mikrovillirichtungen stets senkrecht zur Rhabdomerlängsachse bleiben (im Gegensatz zu der Wechselstelle des Rhabdomertyps R7s + R81). In einigen Fällen konnte eine morphologische Besonderheit insofern festgestellt werden, als der Zellfortsatz von R7 zum zentralen Rhabdomer länger erhalten bleibt, sodaß das zentrale Rhabdomer an der Übergangsstelle R7/8 gleichzeitig mit dem Soma von R7 und von R8 verbunden ist (Abb. 38b).

Proximal der Basalmembran, innerhalb der ersten -10 - 20 µm der Lamina ganglionaris, besteht ein wesentlicher Hinweis darauf, daß die Sehzellen der Randommatidien höchstwahrscheinlich auch anders verschaltet werden als die der übrigen Ommatidien im Fliegenauge: Abbildung 39a-c zeigt in Abständen von etwa 10 µm den Übergang von zwei Randommatidien Nr. 1 und 2 eines Ommatidienbogens von der Retina zur Lamina. Bereits einige µm distal der Basalmembran (Abb. 39a) fällt auf, daß die Sehzellsomata der beiden Ommatidien sehr nahe aneinanderliegen; im Randommatidium Nr. 2 (rechts) sind noch die peripheren Rhabdomere zu sehen, bei Nr. 1 (links) sind sie bereits zu Ende, das Zentrallumen dieses Ommatidiums ist von den basalen Pigmenten erfüllt. Wenige µm unter der Basalmembran (Abb. 39b) können die Axone nach ihrer relativen Lage in den Serienschnitten noch eindeutig den Sehzellen

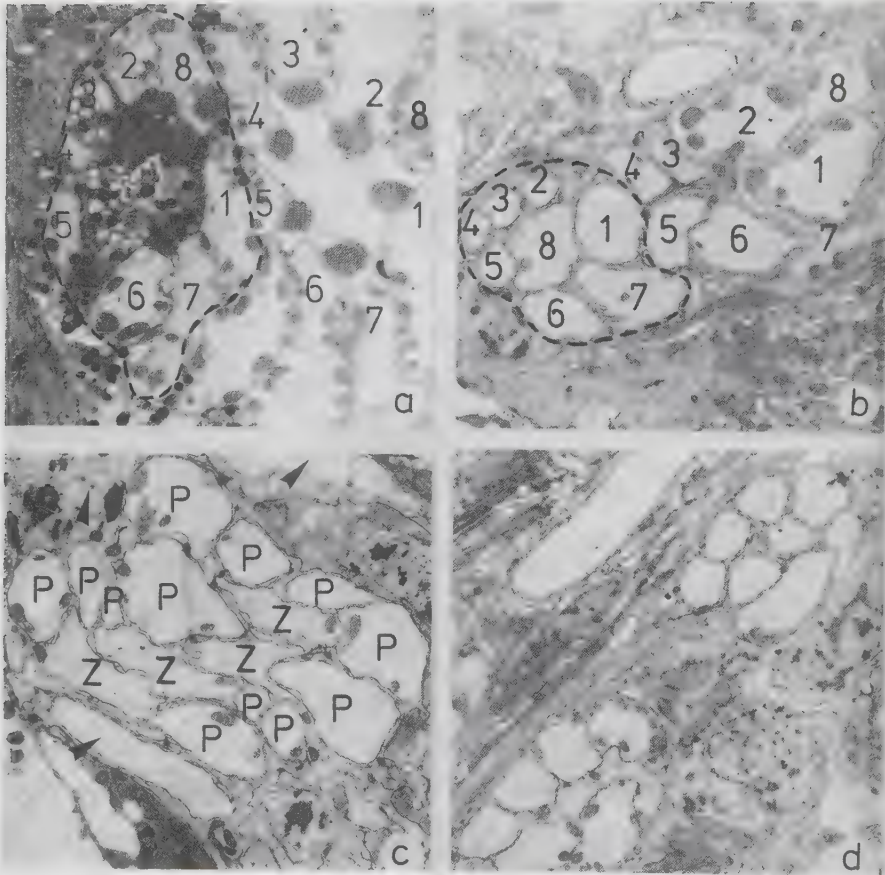
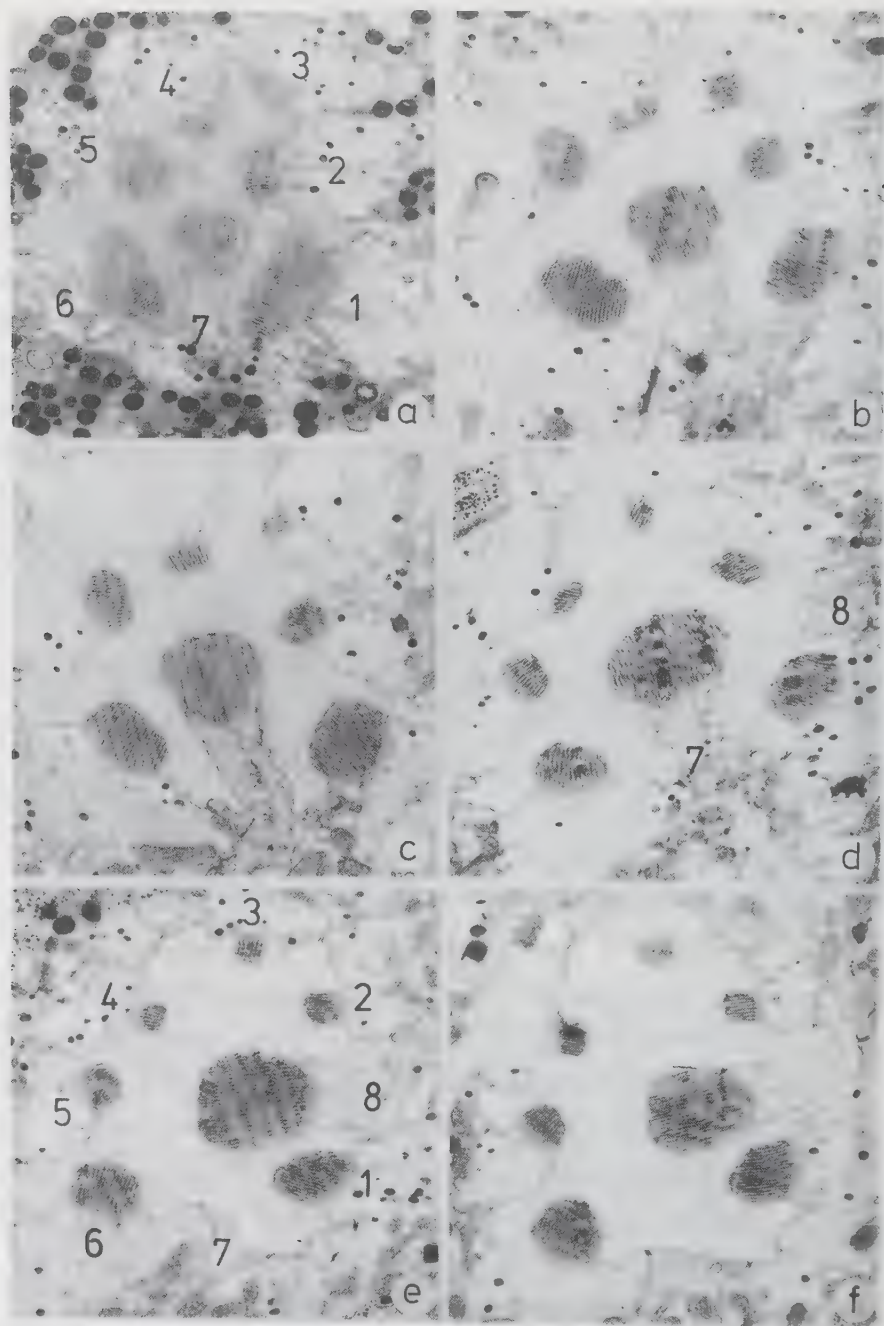


Abb. 39a-c (6800 x): Übergang der Randommatidien 18/1 und 18/2 von der Basalmembran zur distalen Lamina. 39a: Linker Bildrand Basalmembran, daneben Ommatidium 18/1, dessen Lumen fast ganz von basalen Pigmenten erfüllt ist; dicht anschließend Nr. 18/2, noch mit peripheren Rhabdomeren. 39b: Proximal der Basalmembran bilden die Axone von 18/1 (links) und 18/2 (rechts) eine gemeinsame Pseudocartridge; vergleichsweise sind die Axone normaler Ommatidien in der gleichen Zone (39d, 4500 x) in deutlich getrennten Ser-Gruppen angeordnet. 39c: 10 μ m weiter proximal, in der distalen Lamina, liegen die 4 zentralen Axone (Z) von 18/1 + 2 in der Mitte zusammen, umgeben von einem Ring der 12 peripheren Axone (P). Pfeile: Ausläufer von Sekundär-Neuronen, mit zugehörigem Zellkern.

zugeordnet werden; sie bilden hier einen gemeinsamen Komplex von 16 Axonen, während im Vergleich die Axone normaler Ommatidien in der gleichen Schnittebene einzelne Gruppen von 8 Axonen zeigen, die durch Gliazellschichten räumlich immer getrennt sind (Abb. 39d). Etwa 10 μ m tiefer (Abb. 39c) formen die Axone der beiden Randommatidien eine gemeinsame "Pseudocartridge", in der die 4 zentralen Axone in einer Reihe nebeneinanderliegen und von 12 peripheren Axonen umgeben sind, im Gegensatz zu einer üblichen Pseudocartridge mit 8 peripheren und 2 zentralen Axonen in der Mitte (vgl. Trujillo 1965, Trujillo & Melamed 1966, Boschek 1971).

Diese in Abb. 39a-c gezeigte Besonderheit konnte in 3 Fällen (Nr. 16/1+2; Nr. 17/1+2; Nr. 18/1+2, vgl. Abb. 32a) zweifelsfrei nachgewiesen werden; bei den Axonen der übrigen Randommatidien (jeweils den ersten 2 Ommatidien am Augenrand) deutete sich ein ähnlicher Verlauf an, konnte jedoch proximal der Basalmembran nicht weiterverfolgt werden, da von den Luftsäcken am Augenrand breite Tracheenäste abzweigen und sich mit zahlreichen Tracheolen-Ausläufern zwischen die Axone schieben; sie verändern dabei die räumliche Anordnung der Axon-Gruppen in Reihen derart, daß weiter proximal ein sicheres Wiederfinden in der Lamina nicht mehr möglich ist. Eine weitergehende Untersuchung müßte deshalb mit geeigneten Markierungsverfahren durchgeführt werden. Andererseits konnte aber auch kein Hinweis dafür gefunden werden, daß die ersten 2 Randommatidien in den übrigen Ommatidienreihen in ihrer Axon-Anordnung in der



distalen Lamina stark von der in Abb. 39a-c gezeigten abweichen; ihre Axone bilden hier in keinem Fall eine durch Gliazellen isolierte 8er-Gruppe, wie sie für "normale" Ommatidien in anschließenden Augenbereichen typisch ist.

c) Twistverlauf der Randommatidien-Rhabdomere im Vergleich zu anschließenden normalen Ommatidien

Die peripheren Rhabdomere R1-6 in den Randommatidien sind zwar in Querschnittsfläche von Rhabdomer und Soma reduziert, zeigen jedoch genau den üblichen Twistverlauf wie normale, 200 µm lange Rhabdomere (s. III. A, B). Auch wenn die Mikrovilli erheblich verkürzt sind (z.B. Abb. 34b,c;37,40) werden, wie bei den normalen Ommatidien, bei diesen peripheren Sehzellen die typischen rhabdomertragenden Zellfortsätze ausgebildet, die im distalen und proximalen Ommatidienteil in entgegengesetzte Richtungen weisen. Diese Übereinstimmung mit dem Twisten normal großer peripherer Rhabdomere ist in den Abb. 40a-g (Schnittserie von den distalen 100 µm des Randommatidiums

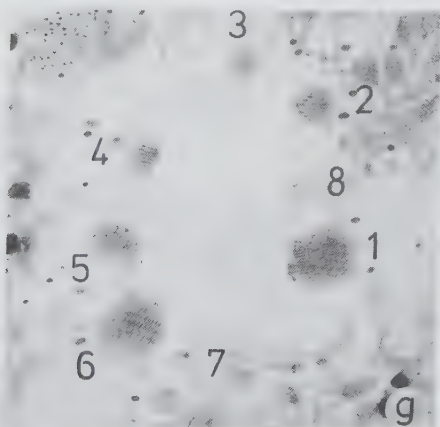
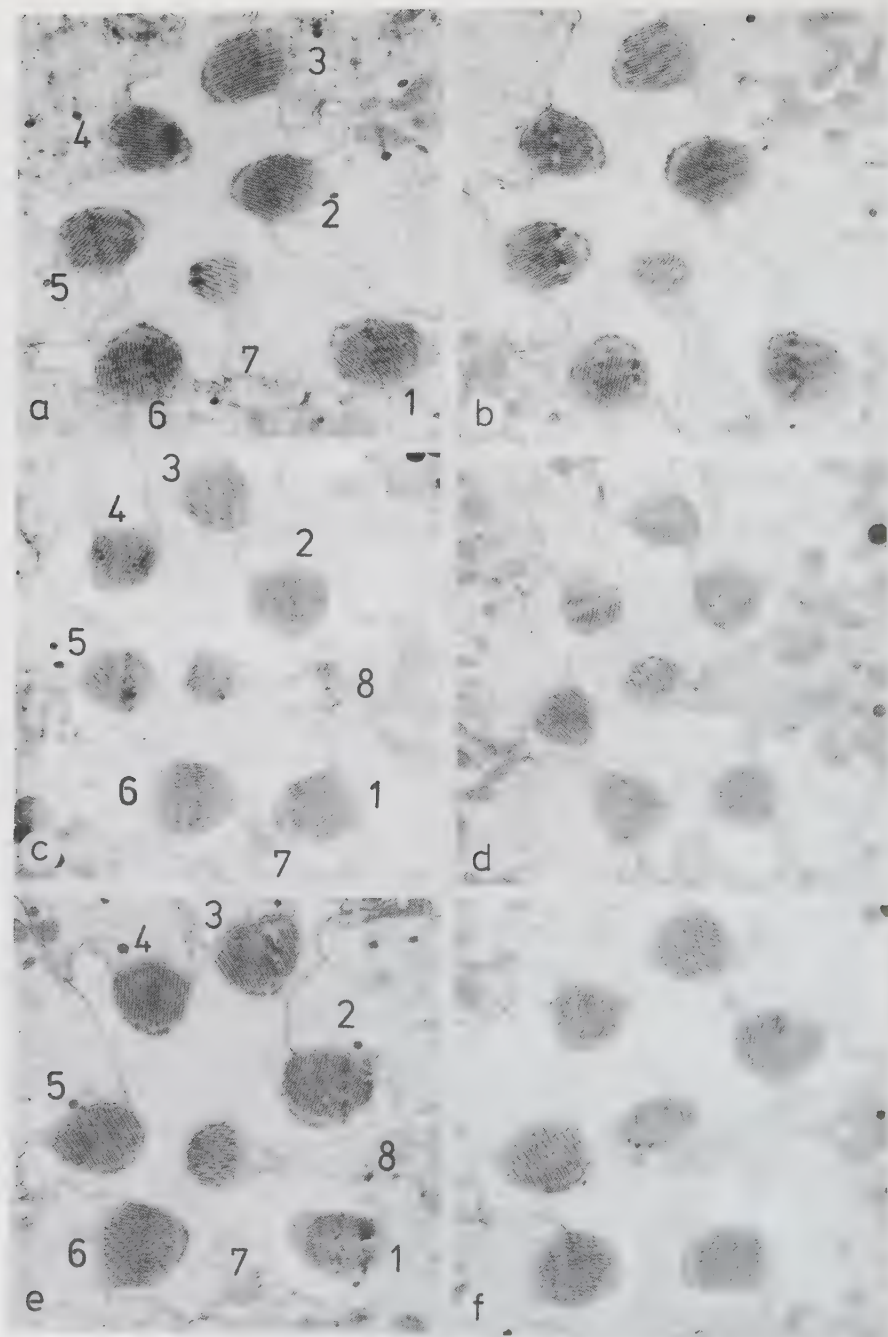


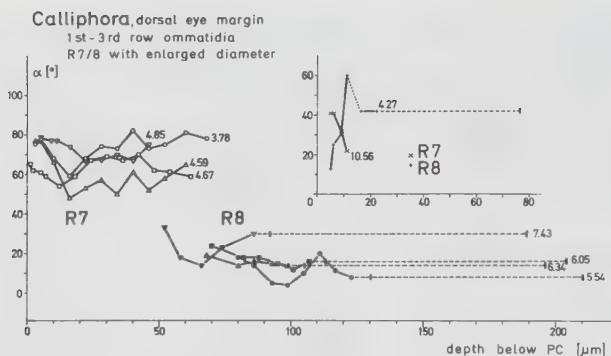
Abb.40: Querschnittserie durch das Randommatidium Nr. 16/2 von distal nach proximal:
40a-g: Aufeinanderfolgende Schnitttiefen unter dem Pseudoconus: 3 µm, 16 µm, 28 µm, 60 µm, 86 µm, 99 µm, 105 µm (vgl. zugehörige Twistkurve in Abb.42).



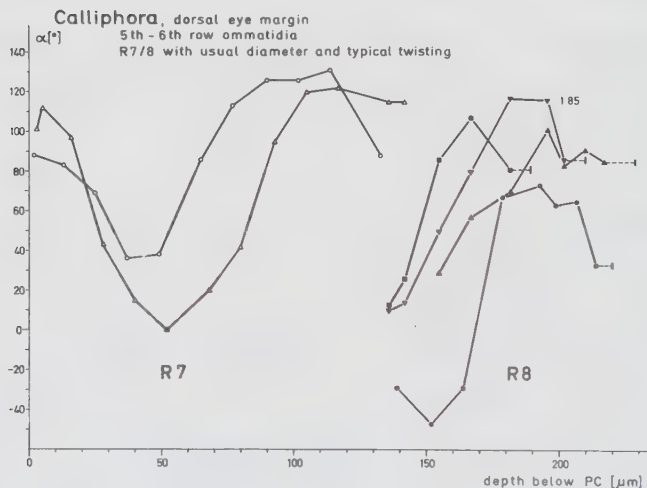
Nr. 16/2) zu erkennen, insbesondere aber in Abb. 33 und 37a, die den Übergang von normalen zu Randommatidien zeigen und einen direkten Vergleich ermöglichen. Das bedeutet, daß die peripheren Rhabdomere der Randommatidien in charakteristischer Weise twisten (z.B. Abb. 9), unabhängig davon, daß hier die zentralen Rhabdomere wesentlich kürzer sind und bereits in der Hälfte eines Randommatidiums enden; hier ist also der Twistverlauf der peripheren Rhabdomere nicht mit der Lage der Wechselstelle R7/R8 korreliert (bei allen anderen Ommatidien liegt die Wechselstelle R7/R8 stets im Übergangsbereich zwischen den Extrema der Twistkurven, s. Markierung auf den Abszissen in Abb. 23).

Als Beispiel für ein typisches Randommatidium ist in Abb. 40 eine Schnittserie durch das Ommatidium 16/2 im Bereich der zentralen Rhabdomere R7 und R8 gezeigt. Das Längenverhältnis der verkürzten zentralen Rhabdomere R7:R8 ist bei allen ausgewerteten Randommatidien annähernd $2/3:1/3$, entspricht also dem Verhältnis normaler zentraler Rhabdomere. In Abb. 40a-f ist bereits zu sehen, daß sich die Mikrovillirichtungen im Verlauf der Rhabdomere R7 als auch R8 nicht nennenswert verändern; d.h., die zentralen Rhabdomere der Randommatidien

Abb.41: Beispiele aus Querschnittserien durch normale Ommatidien, die an den dorsalen Augenrand unmittelbar anschließen, mit twistenden zentralen und peripheren Rhabdomeren.
41a-d (9000 x): Ommatidium Nr. 15/5 mit zentralem Rhabdomertyp R7s+R8l,
41e+f (9000 x): Proximale Hälfte des Ommatidiums Nr. 17/5 mit zentralem Rhabdomertyp R8s (vgl. auch Abb.42).
Alle Bilder sind nach einer gemeinsamen Bezugsachse ausgerichtet.



a



b

Abb.42a: Twistwinkel-Auswertung bei den zentralen Rhabdomeren von 5 Randommatidien: $\square = 15/2$, $\circ = 15/3$, $\nabla = 16/1$, $\Delta = 16/2$, Inset: $15/1$. Am Ende der R8-Kurven ist gestrichelt die Länge der peripheren Rhabdomere des jeweiligen Ommatidiums angegeben. Zahlenwerte hinter den Einzelkurven: Faktoren, um die die Querschnittsfläche des jeweiligen Rhabdomers R7/R8 größer ist als die Fläche von R7s/R8l (s. Tabelle in III.C 2 d).

Abb.42b: Twistwinkel-Auswertung bei den zentralen Rhabdomeren von 4 Ommatidien, die an den dorsalen Randbereich anschließen: $\circ = 15/5$, $\Delta = 15/6$, $\nabla = 17/5$, $\blacksquare = 20/4$. Charakteristisches Twisten des Rhabdomertyps R7s ($\circ$), R7l (Δ), R8l ($\bullet$), R8s (∇ , $\blacksquare$); $\blacktriangle$ = Übergangsform. Die jeweilige Ommatidienlänge ist gestrichelt eingezeichnet; bei einer Einzelkurve von R8s ist der Faktor angegeben, um den die Querschnittsfläche dieses Rhabdomertyps größer ist als die von R8l. 42a und b zum direkten Vergleich mit gleichen Maßstäben.

twisten nicht, im Gegensatz zu den zentralen Sehzellen der an den Randbereich unmittelbar anschließenden normalen Ommatidien: Zum direkten Vergleich mit den Bildern in Abb. 40 sind in Abb. 41 charakteristische Twiststellungen der Rhabdomere einer Sehzelle R7s (Abb. 41a,b), R8l (Abb. 41c,d) sowie R8s (Abb. 41e,f) abgebildet.

Die quantitative Auswertung der Mikrovillirichtungen von R7 und R8 in 4 benachbarten Randommatidien am Augen-Vertex, relativ zu einer gemeinsamen Bezugsachse (vgl. Abb. 32a), ist in Abb. 42a dargestellt. Die gemessenen α -Werte schwanken zwar, jedoch ist kein Twisten erkennbar. Im Vergleich dazu wurden die Mikrovilli von R7/8 in unmittelbar an den Randbereich anschließenden normalen Ommatidien relativ zur gleichen Bezugsachse ausgemessen (Abb. 42b): Diese zentralen Sehzellen (vgl. auch Abb. 32a, 41) haben in ausgeprägter Form den Twistverlauf des Rhabdomertyps R7s + R8l bzw. des Sehzelltyps R8s (s. III. C 1). Die 8. Sehzelle des Ommatidiums Nr. 15/6 ist morphologisch von einer R8l nicht zu unterscheiden, ihr Twisten erinnert aber an die schwach twistenden R8s (III. C 1).

In Abb. 42a sind außerdem die Gesamtlängen der Randommatidien angegeben sowie die Faktoren, um die die Querschnittsflächen der ausgewerteten Rhabdomere R7 und 8 der Randommatidien größer sind als die Fläche des Rhabdomertyps R7s + R8l; der entsprechende Faktor für den Sehzelltyp R8s gegenüber R8l beträgt 1,85. Die zentralen Sehzellen des Ommatidiums 15/1, das schon

vorher als morphologischer Sonderfall beschrieben wurde, bilden auch hinsichtlich ihrer Mikrovillirichtungen eine Ausnahme (das Inset in Abb. 42a gibt die entsprechenden Messungen wieder): Die R7 und der distale Rhabdomerabschnitt von R8 (vgl. Abb. 36) twisten nämlich in ihrem extrem kurzen Verlauf relativ stark, das proximale Rhabdomerstück von R8 ändert sich dagegen nicht (die beiden Kurventeile sind punktiert verbunden; in diesem Kurvenabschnitt ist nur das Soma von R8 vorhanden).

d) Flächen- und Volumen-Auswertungen bei den zentralen Rhabdomeren der Randommatidien

Um genauere Aussagen über die offenkundig spezialisierten, nichttivistenden zentralen Rhabdomere in den Randommatidien machen zu können, und sie hinsichtlich ihrer Feinstruktur und möglichen Funktion mit der Funktionsmorphologie von normalen zentralen Rhabdomeren zu vergleichen, wurden für beide Rhabdomertypen im dorsalen Augenbereich aus den EM-Fotos der Schnittserien die Rhabdomerflächen und -volumina bestimmt (die dabei verwendete Methode ist in II. 8 beschrieben). Die Ergebnisse sind in der folgenden Tabelle zusammengefaßt. Es zeigt sich, daß die Querschnittsfläche der zentralen Rhabdomere in den Randommatidien bedeutend größer ist; daraus ergibt sich - trotz der geringen Länge der zentralen Rhabdomere - ein 2 - 3mal so großes Rhabdomervolumen als bei zentralen Rhabdomeren in normalen Ommatidien.

Ommatidien- reihe / Nr.	15/5 Typ: R7s+R81	17/5 Typ: R71+R8s	16/1	16/2	Rand-Ommatidien:		
					15/1	15/2	15/3
Rhabdomer- fläche R7 (μm^2)	25 μm : 0,4097 65 μm : 0,4627 114 μm : 0,3494	60 μm : 0,4123 85 μm : 0,5410 125 μm : 0,3307	5 μm : 1,5059 22 μm : 1,9682 46 μm : 2,4560	5 μm : 1,2147 22 μm : 1,6739 40 μm : 2,3904 60 μm : 2,1922	9 μm : 4,7670 11 μm : 3,8328	24 μm : 1,5353 48 μm : 2,0776 62 μm : 2,0880	16 μm : 1,1598 40 μm : 1,6131 68 μm : 1,8426
n versch. Schnitttiefen							
Mittelwert R7 (μm^2)	0,4073	0,4347	1,9767	1,8678	4,2999	1,9003	1,5385
Faktor (größer als R7 in 15/5)	---	x 1,0673	x 4,8532	x 4,5858	x 10,5571	x 4,6656	x 3,7773
Rhabdomer- fläche R8 (μm^2)	139 μm : 0,4026 214 μm : 0,3732	136 μm : 0,7086 167 μm : 0,7264	52 μm : 3,1227 66 μm : 2,6439	80 μm : 2,7741 93 μm : 2,1495	9 μm : 1,8653 11 μm : 0,5953 16 μm : 2,5026	82 μm : 2,3466	80 μm : 2,1513 105 μm : 2,1478
in versch. Schnitttiefen							
Mittelwert R8 (μm^2)	0,3879	0,7175	2,8833	2,4605	1,6544	2,3466	2,1496
Faktor (größer als R8 in 15/5)	---	x 1,8497	x 7,4331	x 6,3431	x 4,2650	x 6,0495	x 5,5416
Gesamtlänge zentrales Rhabdomer	220 μm	210 μm	92 μm	99 μm	22 μm	113 μm	130 μm
Volumen zen- trales Rhab- domer (R7+8) (μm^3)	84,7813	109,3505	227,1281	217,6695	83,5625	233,5494	238,4527

3. Zusammenfassung:

Im Auge von Calliphora und Musca treten 2 Typen von zentralen Rhabdomeren auf, wobei die Querschnittsfläche des einen Typs etwa doppelt so groß wie die des anderen ist. Die beiden zentralen Rhabdomertypen werden von je 2 verschiedenen Sehzelltypen R7/8 gebildet, die morphologisch hinsichtlich ihrer Rhabdomerlänge, ihrer Kernhöhe, ihres Rhabdomeransatzes und der Mikrovilli-orientierung an der Wechselstelle R7/8 zu unterscheiden sind. Die Rhabdomere der 2 Sehzelltypen R8 twisten unterschiedlich. Der Typ von R8 mit kürzerem Rhabdomer zeigt eine mit der Rhabdomerlänge zusammenhängende Modifikation des Twistverlaufs von starkem bis zu sehr geringem Twisten; letzteres tritt in kürzeren Ommatidien zum Augenrand hin auf. Die beiden zentralen Rhabdomertypen kommen in den Ommatidien des dorsofrontalen Augenbereichs in einem Verhältnis 3:2 bis 3:1 und im Dorsalbereich in einem Verhältnis 6:1 vor, im lateralen Augenbereich tritt dagegen ausschließlich der häufigere Rhabdomertyp mit kleinem Querschnitt auf. In den Ommatidien am dorsalen Augenrand sind die peripheren Sehzellen bezüglich Rhabdomer- und Somagröße reduziert; die Querschnittsfläche der zentralen Rhabdomere ist dagegen um einen Faktor 3 - 10mal vergrößert, ihre Länge auf ca. 50 % der peripheren Rhabdomerlänge verkürzt, wobei aber ihr Rhabdomervolumen etwa 2 - 3mal so groß wie das normaler zentraler Rhabdomere ist. Diese volumenvergrößerten zentralen Rhabdomere der Randommatidien twisten nicht. Die

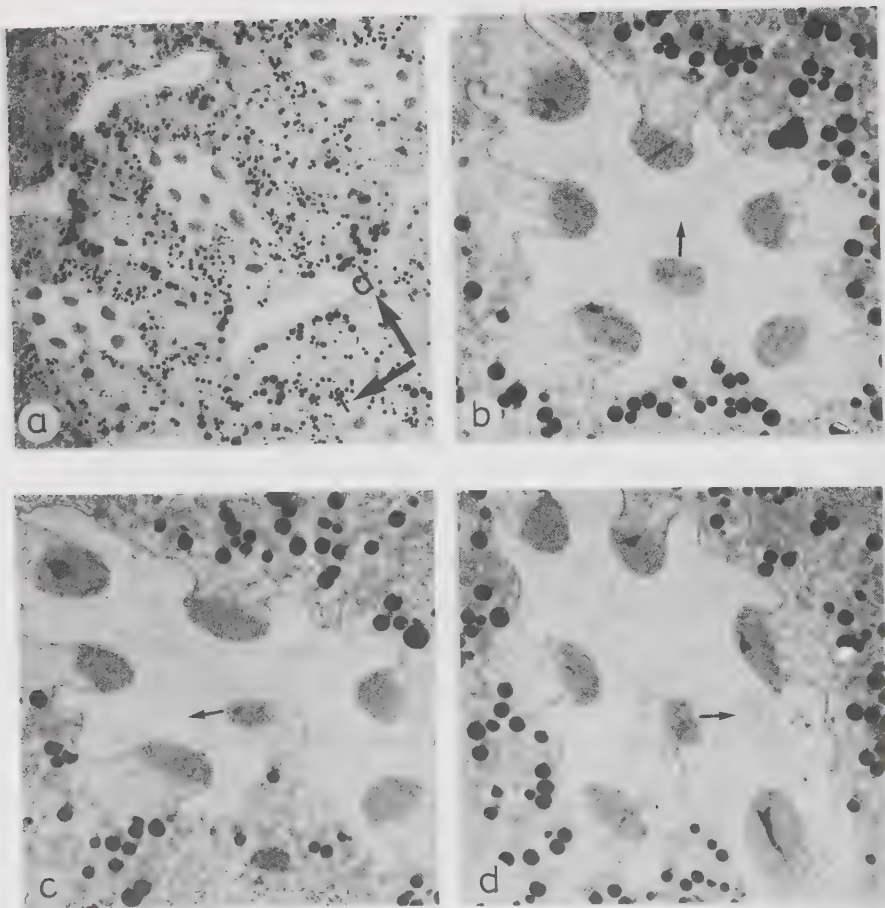


Abb.43: Die 3 zentralen Rhabdomertypen (R7) im Auge der Regenbremse *Haematopota* (linkes Auge, dorsale Hälfte; Dorsal- und Frontalrichtung sind angegeben). In der Übersicht von 43a (1800 x) 3 Ommatidien mit den verschiedenen Typen nebeneinander, in 43b-d (9000 x) die 3 zentralen Rhabdomertypen.

Mikrovillirichtungen dieser zentralen Rhabdomere in den einzelnen Ommatidien sind verschieden; sie sind in einem Winkel zum Augenvertex angeordnet, der mit zunehmender Entfernung von ihm größer wird, und zwar für die Ommatidien des frontalen und parietalen Augenrandes spiegelsymmetrisch zum Vertex.

D. Twisten und verschiedene zentrale Sehzelltypen im Auge anderer Dipteren

1. Zentrale Sehzelltypen im Tabaniden-Auge:

Bei je einem Weibchen der Regenbremse *Haematopota* und der Goldaugenbremse *Chrysops* wurden aus dem mittleren Augenbereich Ultradünnschnitte am distalen Beginn der Sehzellen angefertigt. Die peripheren Sehzellen zeigen hier die typische Trapezoid-Konfiguration und die üblichen Mikrovillirichtungen (vgl. III. A 1). Dagegen lassen sich - bei beiden Arten in gleicher Weise - unter den zentralen Sehzellen R7 3 Typen feststellen, deren Mikrovilli proximal der Rhabdomerkappen jeweils in 3 verschiedene Richtungen zeigen (Abb. 43a-d, Abb. 44a-c): Ein Typ weist, verglichen mit dem distalen Sehzellabschnitt bei *Calliphora* und *Musca*, die übliche Ausrichtung der Mikrovilli parallel zu einer dorso-ventralen Achse auf (Abb. 43b, 44a), die Mikrovilli der beiden anderen Typen zeigen jedoch nach frontal (Abb. 43c, 44b) bzw. nach caudal (Abb. 43d, 44c). Die Ommatidien, die je einen der Typen von R7 beinhalten, sind bei beiden Tabaniden in einem irregulären Muster angeordnet,

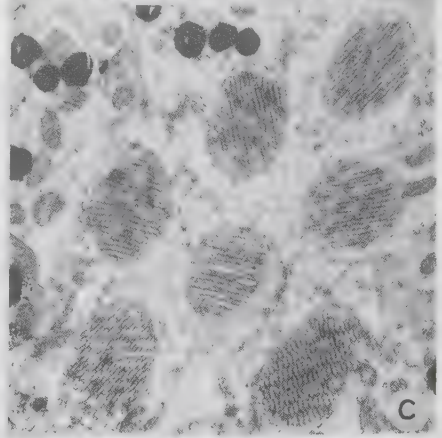
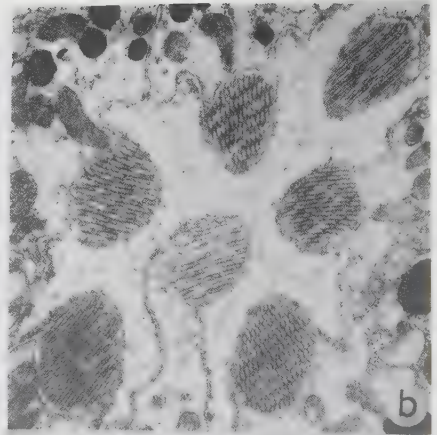
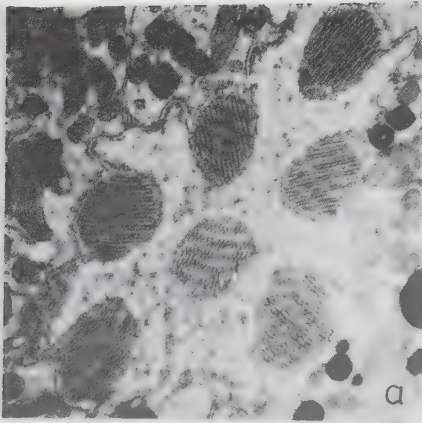


Abb.44a-c (18 000 x): 3 zentrale Rhabdomertypen R7 im Auge der Goldaugenbremse Chrysops (rechtes Auge, dorsale Hälfte, nahe dem Äquator; frontal = rechts, dorsal = oben im Bild).

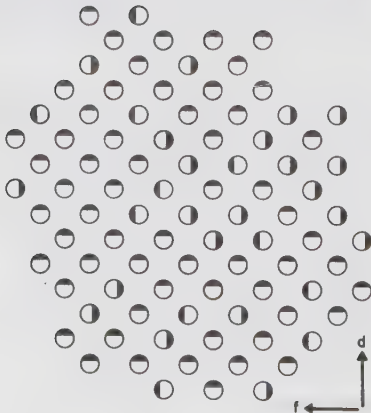


Abb.45: Verteilung der 3 zentralen Rhabdomertypen im Schnittareal von Chrysops. Die Richtung der Mikrovilli ist jeweils durch den ausgefüllten Kreissektor symbolisiert, Dorsal- und Frontalrichtung sind eingezeichnet. Diese Schnittfläche enthält 59 Ommatidien mit R7 von 44a, 11 Ommatidien mit R7 von 44b und 21 Ommatidien mit R7 von 44c.

wobei die Ommatidien mit R7 der üblichen Mikrovilli-
richtung wesentlich häufiger sind; als Beispiel wurde ein
Schnittareál von Chrysops ausgewertet (Abb. 45).

2. Feststellung des Rhabdomertwists in den EM-Bildern
anderer Autoren und Rückschlüsse auf seine Verbreitung
unter den Dipteren:

Der in III. A - C beschriebene Twistverlauf sowohl der
peripheren als auch der entsprechenden zentralen Rhab-
domere bei Calliphora und Musca stimmt qualitativ wie
quantitativ überraschend genau überein, daher lag die
Vermutung nahe, daß dieses Twisten eine generelle fein-
strukturelle Eigenschaft von Rhabdomeren im Auge von
Dipteren sein und entsprechend weit verbreitet sein dürfte.
Dies kann durch eine systematische Auswertung der in der
Literatur publizierten EM-Fotos in Hinsicht auf das
Twisten belegt werden. Im letzten Kapitel dieser Arbeit
sollen deshalb Reproduktionen typischer Fotos, die das
Twisten bei einzelnen Dipteren-Arten deutlich beinhalten,
zusammengestellt und eine Übersicht über die entsprechende
Literatur gegeben werden.

a) Auch in früheren Arbeiten über Calliphora ist das
Twisten der Rhabdomere - bei Kenntnis des Twistverlaufs -
bereits zu erkennen: Ein Beispiel für die typische
distale Twiststellung gibt in einem größeren Ommatidien-
feld die Abb. 29 aus Langer (1967), wiedergegeben in
Abb. 46a.

Die Abb. 1 aus Langer & Schneider (1970) zeigt dagegen
deutlich das sukzessive proximale Umdrehen der Rhabdomere

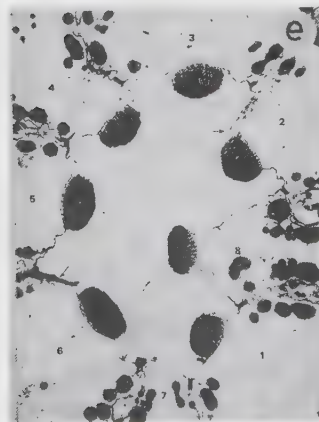
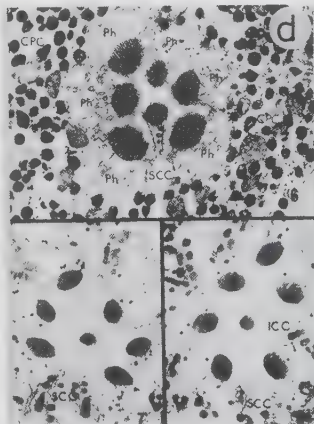
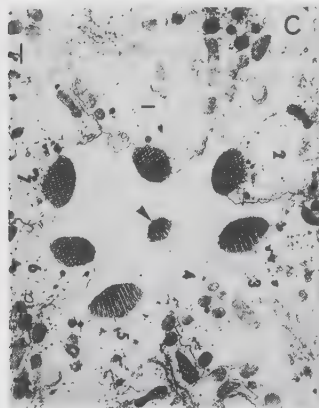
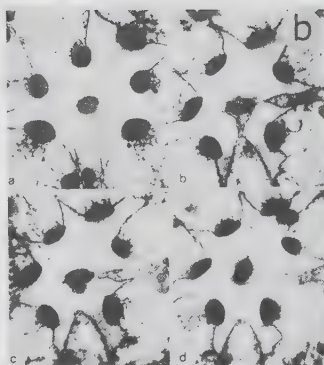
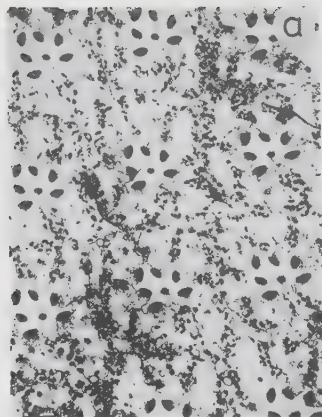


Abb.46: Rhabdomertwist in der Literatur. 46a-e: Calliphora, Lucilia, Sarcophaga.

46a: Langer 1967, Abb. 29.

46b: Langer & Schneider 1970, Abb. 1.

46c: Trujillo 1965, Fig. 16.

46d: Trujillo & Melamed 1968, Fig. 6-8.

46e: Melamed & Trujillo 1968, Fig. 16.

an der zentralen Wechselstelle R7/8 (Abb. 46b); die gezeigten zentralen Rhabdomere dürften zum Typ R71+R8s mit größerer Rhabdomerfläche gehören. Diese Arbeiten geben außerdem ein Beispiel dafür, daß das Twisten unabhängig von der verwendeten Fixiertechnik ist (vgl. III. A), da hier mit einer Osmium-Bichromat-Lösung fixiert wurde, im Gegensatz zu der später üblichen Aldehyd-Erstfixierung; die Rhabdomervorsprünge der Sehzellen sind deshalb leicht geschwollen und sehen etwas dicker aus als bei Aldehyd-Fixierungen (z.B. Abb. 46b).

b) Der Rhabdomertwist ist aber unter den Calliphoridae außerdem noch bei Lucilia vorhanden, die von Trujillo (1965) untersucht wurde (Abb. 46c zeigt die Fig. 16 dieser Arbeit, in der das distale Twisten der (anders nummerierten!) peripheren Rhabdomere zu erkennen ist), und bei Sarcophaga:

In Fig. 6 - 8 aus Trujillo & Melamed (1966) ist die distale Ausgangslage der peripheren Rhabdomere, ihre distale sowie ihre proximale maximale Twiststellung zu sehen (Abb. 46d).

Für eine dieser beiden Gattungen ist aus Fig. 16 in Melamed & Trujillo (1968) auch die Endlage der peripheren Rhabdomere kurz vor der Basalmembran zu erkennen (der Beginn der basalen Pigmentzellen ist mit Pfeilen gekennzeichnet), diese ähnelt der distalen Ausgangslage (Abb. 46e). In Fig. 12 dieser Arbeit sind im Übergangsbereich R7/8 die Umrisse der Sehzellrhabdomere aus 30 Serienschnitten überlagert; bei genauer Betrachtung der einzelnen Umrißlinien ist für R1,2,3 und 6 eine deutliche Verlagerung

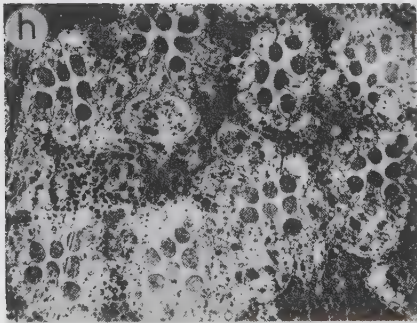
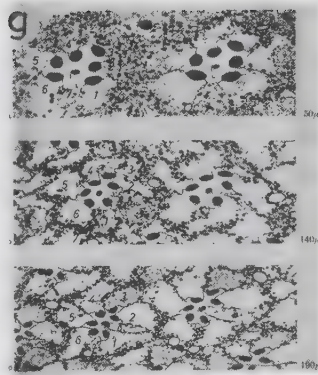
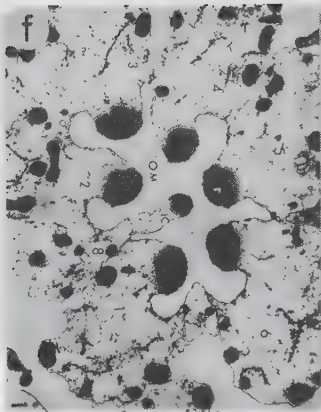


Abb.46f-h: Musca.

46f: Chi & Carlson 1979, Fig. 1.

46g: Boschek 1971, Fig. 5.

46h: Eichenbaum & Goldsmith 1968, Fig. 6.

zum Soma von R7 hin zu erkennen, die gerade in dieser Zone mit einer raschen Drehung der peripheren Rhabdomere auch in einem so kurzen Bereich - über 30 Dünnschnitte - zu erwarten ist. Auch in der räumlichen Rekonstruktion der Fig. 14 sind für die Rhabdomere R4 und 5 die typischen Sehzellvorsprünge in distaler Twiststellung dargestellt.

c) Ein Beispiel für die typische proximale Twistphase der peripheren Rhabdomere von Musca gibt die Abb. 46f der Fig. 1 in Chi & Carlson (1979).

Auch in Fig. 5 bei Boschek (1971) ist diese Proximallage der Rhabdomervorsprünge der Sehzellen in einer Tiefe von 140 μm und 190 μm zu sehen, im Vergleich zur distalen Ausgangslage bei 50 μm (Abb. 46g).

Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang die Fig. 6 aus Eichenbaum & Goldsmith (1968), Querschnitte von Musca-Ommatidien im Wechselbereich von R7/8 (Abb. 46h): Die peripheren Rhabdomere in den Ommatidien mit R7 (Kennzeichnung "s", linker Bildteil) zeigen noch die Distalstellung oder eine Übergangslage, die in 2 Ommatidien mit R8 ("i", rechts oben) lassen deutlich die proximale Drehung erkennen; außerdem handelt es sich offensichtlich bei den beiden R8 um die in III. C beschriebenen, verschiedenen Sehzelltypen mit unterschiedlichem Rhabdomerquerschnitt und -ansatz, in der vorangehenden Fig. 5 dieser Arbeit ist zudem der typische Wechsel R7l/R8s zu entnehmen. Diese Schnitte stammen jedoch nicht aus einem normalen Musca-Auge, sondern aus einem Transplantat: Die noch undifferenzierte Augen-Imaginalscheibe junger

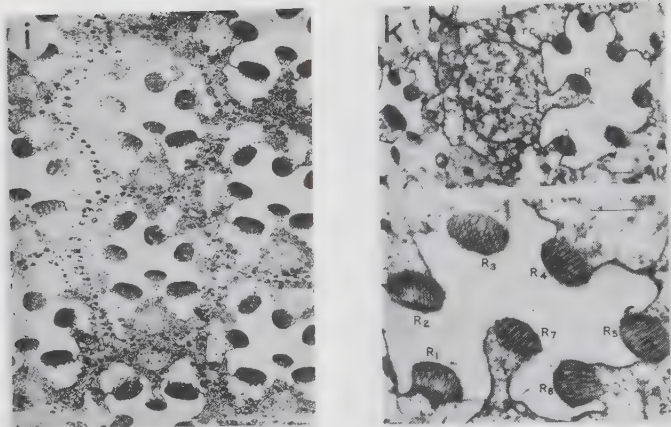


Abb.46i,k: *Drosophila*.

46i: Waddington & Perry 1960, Fig. 14.

46k: Wolken et al. 1957, Plate 134.

Larven wurde in das Abdomen anderer Larven verpflanzt und entwickelte sich hier zu einer völlig normalen Retina (z.B. Fig. 6 in Abb. 46h) ohne synaptische Kontakte, deren Sehzellen auch auf Lichtreiz übliche Rezeptorpotentiale lieferten. Man kann also davon ausgehen, daß die Information für die retinalen Feinstrukturen - z.B. Rhabdomertwist, zentrale Sehzelltypen - vollständig in den Sehzellen selbst vorhanden ist, und daß diese Strukturen im Puppenstadium ausdifferenziert werden, wie es für den Ommatidientwist der Honigbiene bereits nachgewiesen ist (Eisen & Youssef 1980).

d) Ein zu *Calliphora* und *Musca* weitgehend identisches Twisten muß auch bei allen Rhabdomeren von *Drosophila* vorhanden sein: Fig. 14 aus Waddington & Perry (1960) zeigt Querschnitte von gut fixierten Ommatidien am Augenäquator (Abb. 46i); sie müssen vom Ende des distalen Ommatidiendrittels stammen, da bei den R1-6 das distale Twistmaximum zu erkennen ist, und bei R7 (mit Kernen!) der Übergang zur 2. Twistphase.

Die Maximal-Stellung von R7 in dieser 2. Phase und das beginnende rasche Drehen der peripheren Rhabdomere (außer R1) in Ommatidienmitte ist in Abb. 46k (unten) zu sehen (Plate 134 aus Wolken et al. 1957), die Sehzellen sind hier wegen reiner Osmium-Fixierung schlechter erhalten; die obere Bildhälfte zeigt die proximale Twistphase der peripheren Rhabdomere und 2 Typen der Sehzelle 8 mit verschiedenem Rhabdomeransatz.

Danneel & Zeuttschel (1957) haben bei *Drosophila* sogar bereits die Mikrovillirichtungen der Rhabdomere in einem

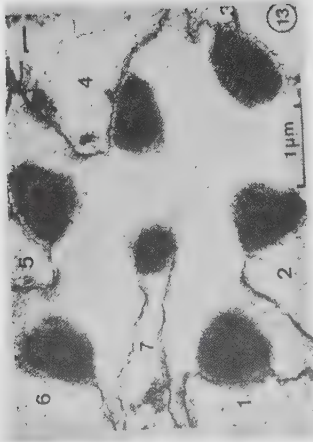


Abb.461: Wada 1974b, Abb.13 (Eristalis).

distalen Teilabschnitt ausgemessen; in ihrer Abb. 6 ist aus einem Querschnittsschema mit eingezeichneten Mikrovillirichtungen eindeutig das von *Calliphora* bekannte, distale Twisten für alle 7 Rhabdomere zu erkennen, was auch aus den zugrundeliegenden Einzelmessungen von 8 benachbarten Ommatidien (Tab. 1 in dieser Arbeit) hervorgeht: Nach bisheriger Ansicht über die generelle Ausrichtung der peripheren Rhabdomere (z.B. Langer 1967, Kirschfeld 1969, Boschek 1971) müßten diese alle einen Winkel von 60° relativ zueinander bilden - alle Messungen von Danneel & Zeutzschel (1957) weichen jedoch erheblich davon ab, und zwar im Sinne des distalen Rhabdomertwists. Folglich muß das Twisten bei *Drosophila* sehr ähnlich dem von *Calliphora* verlaufen:

Einen direkten Beweis dafür konnten Smola & Tscharrtko (1979, Fig. 5) durch einen günstigen Rhabdomerlängsschnitt erbringen.

e) Das - vermutlich ebenfalls sehr ähnliche - Twisten von peripheren und zentralen Rhabdomeren tritt jedoch nicht nur im Auge der bisher beschriebenen Muscoidea auf, sondern kann auch für die Gruppe der Syrphidae erwartet werden: Abb. 13 bei Wada (1974b) zeigt einen Ommatidienquerschnitt von Eristalis tenax (Abb. 461), nach Angabe von Wada "in Höhe des Mittelabschnitts des Rh 2" - hier sind exakt die Twiststellungen der peripheren und des zentralen Rhabdomers zu erkennen, die in dieser Höhe auch bei *Calliphora* zu erwarten wären.

f) Die Abb. 6b der gleichen Arbeit (Wada 1974b) läßt ein

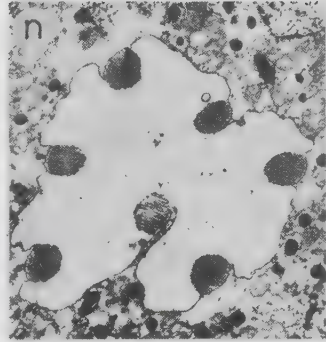
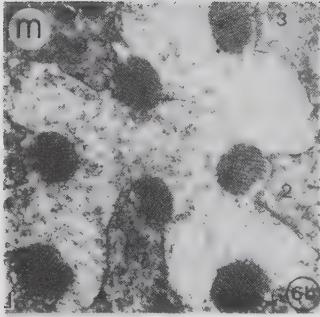


Abb.46m: Wada 1974b, Abb.6b (Rhagio).

Abb.46n: Snyder & Miller 1972, Fig.5 (Condylostylus)

Twisten der Rhabdomere auch für die Ommatidien der Schnepfenfliege Rhagio scolopacea aus der vermutlich relativ ursprünglichen Gruppe der Rhagionidae erkennen (Abb. 46m).

Diese Feststellung gilt auch für eine zweite Gruppe der Orthorrhapha, für die "Langbeinfliegen" Dolichopodidae: Sowohl für Condyllostylus ist in Snyder & Miller (1972, Fig. 5: s. Abb. 46n) ein Twisten der peripheren Rhabdomere und ein starkes Twisten des zentralen Rhabdomers R7 zu entnehmen,

als auch für Sympycnus lineatus ein Twisten der peripheren Rhabdomere aus Trujillo & Bernard (1972, Fig. 6).

g) Die Fliegengattungen und -gruppen, bei denen der Rhabdomertwist beschrieben bzw. aus der Literatur erschlossen werden konnte, sind in Abb. 47 in einem Schema der phylogenetischen Verwandtschaften der Dipteren-Gruppen nach Oldroyd (1966) eingetragen; die oben genannten Dipteren gehören alle den Brachycera an. Interessanterweise wurde neuerdings auch ein Twistsystem der Rhabdomere bei den verwandtschaftlich weiter entfernten Bibionidae (Altner & Burkhardt 1981) und sogar bei einem Vertreter aus der weit entfernten Gruppe der Nematocera festgestellt (bei Ptilogyna (Tipulidae), Williams & Blest 1980, Fig. 1).

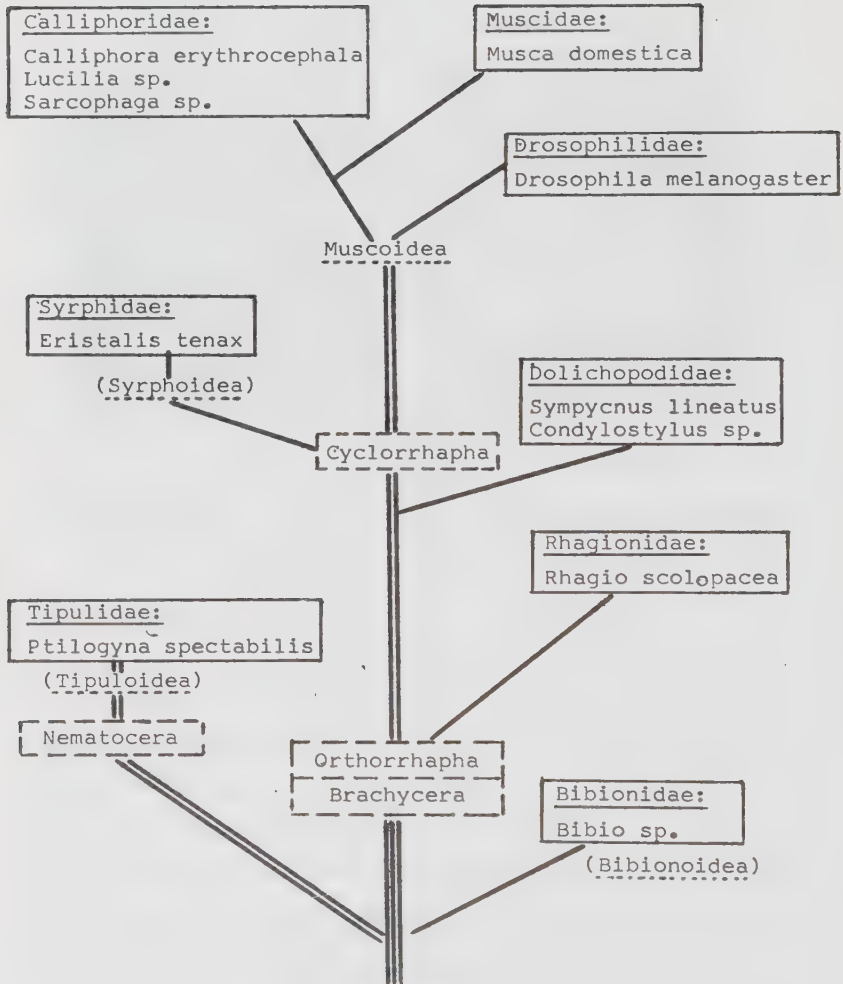


Abb.47: Dipteren-Arten mit Rhabdomertwist und ihre phylogenetische Beziehung (nach Oldroyd 1966).

IV. Diskussion

=====

1. Sekundäre und basale Pigmentzellen:

Von zahlreichen Feinstruktur-Untersuchungen an Insektenaugen ist bekannt, daß trotz völlig zufriedenstellender Erhaltung der Rezeptorzellen eine gute Fixation der Pigmentzellen schwer zu erreichen ist, insbesondere der sekundären Pigmentzellen, die sich über die ganze Retinalänge erstrecken (beispielsweise wird dies von Perrelet (1970) für die Biene und von Shaw (1978) für die Wanderheuschrecke beschrieben). Durch die vergleichende Untersuchung von Artefakten in der Retina bei verschiedenen Fixiermethoden konnten auch an völlig intakten Pigmentzellen feinstrukturelle Beobachtungen gemacht werden, die bisher nicht beschrieben sind:

a) Es bestehen starke Hinweise darauf, daß die sogenannten "basalen Pigmentzellen" (4 pro Ommatidium) als eigene dritte Pigmentzellgruppe im Fliegenauge (Trujillo 1972, Chi & Carlson 1976) nicht existieren; vielmehr ist aufgrund von Schnittserien im Bereich der Basalmembran sehr sicher anzunehmen, daß die 4 Plasmakompartimente, die das Zentral-lumen eines Ommatidiums am basalen Ende ausfüllen, proximale, von Pigment erfüllte Aussackungen der Semperzell-Ausläufer darstellen, die als dünne Zellstränge zwischen den Retinulazellen die gesamte Ommatidienlänge durchlaufen. Diese Verhältnisse sind für Stechmücken (Brammer 1970) und Schmetterlingsmücken (P. Seifert, mündl. Mitt.) nachgewiesen und wurden bereits für Musca von Boschek (1971)

vermutet. Leider konnte für *Calliphora* kein eindeutiger Nachweis erzielt werden, die sichere Annahme beruht jedoch darauf, daß die basalen Pigmentkörner immer ausnehmend groß und dichtgelagert sind und deshalb kaum von den sekundären Pigmentzellen stammen können; daß niemals zu den sog. "basalen Pigmentzellen" gehörige Kerne gefunden wurden; daß sich Anzahl der Semperzellausläufer (4) und Anzahl der basalen Zellkompartimente (4) immer entsprechen; daß die ersten Plasmastränge der basalen Kompartimente (die dunkler kontrastiert und so deutlich erkennbar sind) immer genau von den Stellen der Retinula-Interzellularräume ausgehen, an denen vorher die Semperzellausläufer lagen, und daß diese Ausläufer mit dem Auftreten der basalen Plasmastränge verschwinden.⁺

b) Die in die sekundären Pigmentzellen eingebetteten Tracheolen, die jeweils ein Ommatidium in der Nähe des Sehzeilsomas Nr. 7 in Längsrichtung begleiten, zweigen sich distal in mehrere, sehr feine Endstücke auf, die dicht an die Sehzellen herantreten; diese sind nur bei völliger Erhaltung der Pigmentzellen zu beobachten. Die sekundären Pigmentzellen selbst dringen in das Plasma der Sehzellen mit langen, sowohl in Horizontal- als auch in Vertikalrichtung verlaufenden Plasmazapfen ein; diese Interdigitationen sind besonders zahlreich im distalen Retinateil. Sind die Pigmentzellen durch die Fixierung nur teilweise erhalten, beinhalten die Sehzellausschnitte

⁺All diese Feststellungen werden durch neueste Befunde von Odselius & Elofsson (1981, Fig. 1) bestätigt.

anstelle dieser Zellausläufer nur noch große Vakuolen, die weniger auf Autolyse als größtenteils auf das Fehlen des Pigmentzellplasmas zurückzuführen sein dürften.

c) Etwa in der Zone ihrer distal gelegenen Kerne wurden im gut fixierten Plasma der sekundären Pigmentzellen ausgedehnte Aggregationen von zahlreichen kleinen Vesikeln gefunden, die in Hinsicht auf die Empfindlichkeit dieser Zellen besonders interessant sind: Sie gleichen genau einem speziellen System von Cisternen des glatten endoplasmatischen Retikulums in einem Gliazelltyp der Lamina von Calliphora; von diesen Gliazellen und den angrenzenden Sehzell-Axonen beschreibt Griffiths (1979) in einer ausführlichen Studie eine ebenso auffallend rasche Autolyse, wie sie bei den Sehzellen selbst und den umgebenden Pigmentzellen in der Retina auftritt (s. III. A). Mit histochemischen Methoden konnte er nachweisen, daß in diesem speziellen System des ER in der intakten Zelle Vorformen von hydrolytischen Enzymen verpackt sind, die bei Beschädigung sofort in den Gliazellen aktiviert und auch in den Interzellularraum transportiert werden; sie bewirken innerhalb weniger Minuten eine starke Lyse der Gliazellen und eine beginnende Lyse der angrenzenden Axone, die der in III. A für die Retina beschriebenen gleicht. Hier wurden in nur leicht beschädigten sekundären Pigmentzellen an der Stelle der Vesikel-Aggregationen Übergangsformen zu gleich großen, blasenartigen Vakuolen innerhalb der Pigmentzellen festgestellt, die teils noch einige der vorherigen Vesikel enthalten, teils auch bereits "coated"

vesicles" (Blest et al., 1978b) und Membranteile, aber noch vollständig von einer Membran umgeben sind; dies ist bei stärkerer Beschädigung nur noch teilweise oder nicht mehr der Fall, die Vakuolen sind dann sehr ausgedehnt und bewirken wahrscheinlich ein völliges Zerreißen der Pigmentzellen - das typische Bild einer Glutaraldehyd-Erstfixierung (vgl. Abb. 12a). Diese ausgeprägten Degenerationsformen sind auch bei Chi & Carlson (1976, Fig. 1,3,9,10) zu sehen, die die Augen von *Musca* halbierten und mit GA fixierten; die Reste der Pigmentzellen erinnern an die mechanisch beschädigte Retina (III. A) und werden von Chi & Carlson (1976, Fig. 9) als radiär angeordnete "numerous digitiform processes" und als "highly irregular contours" beschrieben. Ebenso erwähnen Chi & Carlson (1976) die lytischen Vakuolen als "large electron lucent inclusions" dicht bei den sekundären Pigmentzellkernen, "not bounded by membrane", die nach Ansicht der Autoren ungesättigte Lipide enthalten sollen, die als "source of fuel" für die randständigen Mitochondrien vermutet werden: Hier wurden mit Sicherheit Autolyse-Produkte als Strukturen interpretiert.

Blest et al. (1978a,b) untersuchten in den Sehzellen der nachtaktiven Spinne *Dinopis* ebenfalls ein spezialisiertes ER-System mit lytischer Funktion ("GERL"), das zum Abbau großer Rhabdomeranteile im Tag/Nacht-Zyklus dient; die hier auftretenden, enzymhaltigen ER-Vesikel ähneln denen in den sekundären Pigmentzellen von *Calliphora* (Blest et al. 1978b; Fig. 10,15). Außerdem beschreiben diese Autoren sog. "Nebenkerne", die im Abbauzyklus aus "coated vesicles"

hervorgehen und in Größe und Aussehen den zahlreichen elektronendichten Partikeln im Distalbereich der Calliphora-Pigmentzellen gleichen; deren Entstehung und Funktion ist unbekannt, Trujillo (1972) vermutet, daß es sich um Glycogen handeln könnte. Faßt man die Feststellung von Vesikelansammlungen und enorm rascher Autolyse bei den sekundären Pigmentzellen im Calliphora-Auge und die Hinweise aus den Untersuchungen von Blest et al. (1978a,b) und Griffiths (1979) zusammen, ergibt sich für die mögliche Funktion der Pigmentzellen - außer der Abschirmung der Ommatidien gegen seitliches Licht - wegen ihrer Labilität sicher nicht die einer zusätzlichen Halterung in der Retina (Chi & Carlson 1976), was auch Shaw (1978) betont. Vielmehr dürften diese Zellen zur Speicherung von inaktivem Enzym dienen und wesentliche lysosomale Funktionen übernehmen, nicht zuletzt auch beim Umbau der fotorezeptiven Membranen (Blest & Maples 1979). Für einen solchen Vorgang bei Calliphora, der eventuell auch zyklisch verläuft, gibt es 2 Hinweise:

1. Bei den zahlreichen Untersuchungen konnten bei einigen Individuen auch dünnere und geringer kontrastierte Mikrovillispitzen der Rhabdomere beobachtet werden, die teilweise gekrümmt sind und deshalb mit dem tageszyklischen Abstoßen von Mikrovilliteilen bei Tipuliden-Rhabdomeren (Williams 1980b, Williams & Blest 1980) vergleichbar sind.
2. In den Sehzellen der Randommatidien, gelegentlich auch in anderen Ommatidien, wurden häufiger dunkle Einschlüsse gefunden, die ziemlich sicher den Stadien der "tightly-assembled multivesicular bodies" in Blest (1978) und

Blest et al. (1978b) entsprechen und mit entsprechenden Abbauvorgängen der Mikrovilli zusammenhängen dürften. Solche Einschlüsse treten bei der Augenentwicklung auch häufig in den sekundären Pigmentzellen auf (Waddington & Perry 1960). Bei genaueren Untersuchungen, die bisher für Muscoidea nicht vorliegen, ergibt sich daher vielleicht das Bild einer hohen Stoffwechselintensität der Sehzellen, in Verbindung mit einem erheblichen Umsatz der Rezeptormembranen, bei dem auch die sekundären Pigmentzellen durch Enzymproduktion und -speicherung sowie Übernahme von Abbaufunktionen eine wesentliche Rolle spielen, gemäß den Annahmen von Bittner & Mann (1976) und Campos-Ortega & Strausfeld (1972) für Gliazellen; jedenfalls dürfte mit derartigen Eigenschaften der Pigmentzellen ihr rascher Zerfall zu erklären sein. Ein Hinweis für eine solche funktionelle Verknüpfung der beiden Zelltypen im Calliphora-Auge besteht auch darin, daß eine sekundäre Pigmentzelle die Stelle einer Retinulazelle im Ommatidienverband einnehmen kann (Abb. 35a,b). In diesem Zusammenhang ist auch der neue Befund von White & Michaud (1980) interessant, daß die Pigmentgranula in der Retina einiger Arthropoden gleichzeitig Calcium-Reservoir darstellen.

2. Zentrales Ommatidien-Lumen:

Die fixierten Bestandteile der Lymphe im Zentralraum der Ommatidien von Calliphora und anderen Dipteren stellen sich im EM-Bild als feingranuläres, teilweise vernetztes und elektronendichtes Material dar, das im gesamten Lumen

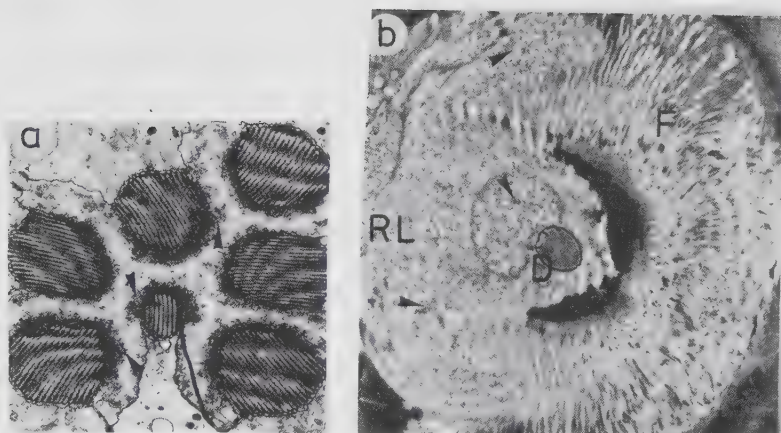


Abb. 48: Vergleich der Lymphe im Zentrallumen von Dipteren-Ommatidien mit der Rezeptorlymphe bei Sensillen.

48a: Querschnitt durch ein *Calliphora*-Ommatidium (18000 x).

48b: Schrägschnitt durch das kutikuläre Gelenk eines Wind-sensillums auf dem Kopf von *Locusta migratoria* (5200 x). H = Endstück des Sensillen-Haarschaftes, der mit Kutikulafibrillen (F) eingelenkt ist und von einem Dendriten (D) innerviert wird; im linken Bildteil wird der Rezeptorlymphraum (RL) sichtbar, der proximal des Haargelenks anschliesst. Pfeile: Granuläre fixierte Reste des gelartigen Liquors, der die Lumina in vivo erfüllt.

verteilt ist und als besonders dichte Schicht den Rhabdomerspitzen aufgelagert ist (z.B. Abb. 4,8,14,22,44). Diese Schicht ist auch bei Gefrierbruchpräparaten sichtbar (Chi & Carlson 1979), sie erscheint bereits im Endstadium der Augenentwicklung (Perry 1968). Genauso stellt sich die Rezeptorlymphe von Arthropoden-Sensillen dar (Abb. 48; s. dazu auch: Rick et al. 1976; Gnatzy & Weber 1978; Keil 1979); sie ist nach dem Funktionsmodell für Mechanorezeptoren von Thurm (1970, 1974a) eine wesentliche Grundlage für den Aufbau eines sog. "transepithelialen Potentials". Eine solche Funktion ist durchaus auch für die intraommatidiale Lymphe im Dipteren-Auge denkbar, da hierfür alle strukturellen Voraussetzungen gegeben sind: Soweit untersucht, ist ein Großteil der an das Zentrallumen angrenzenden Interzellularräume durch "spot desmosomes" oder septierte Desmosomen abgedichtet (Literatur s. I.); letztere sind nach Thurm (1974b) als Ionen-Diffusionsbarrieren bzw. als hochohmige Widerstände anzusehen. Shaw (1978) konnte bei *Locusta* zeigen, daß proximal der Retina eine Diffusionsbarriere zur Körperflüssigkeit besteht, und er nimmt ebenfalls an, daß extrazelluläre Räume der Retina als "Ionenpool" fungieren. In der Dipteren-Retina könnte sich ein Potential, das wie beim Sensillenliquor batterieartig wirkt, ebenso durch einen selektiven Ionentransport in den Ommatidieninnenraum hinein ausbilden, vorausgesetzt, daß entsprechende Ionen-Transportmechanismen in den angrenzenden Sehzellmembranen existieren. Möglicherweise hat ein Teil der von Chi &

Carlson (1979) gezeigten spärlichen Partikel, die gleichmäßig auf der Plasmaseite der Rhabdomermembranen verteilt sind, diese Funktion. Ein ähnlicher Partikelbesatz auf Membranlamellen im Sensillenliquorraum (Smith 1969; Thurm 1970; Weber & Wunderer 1976; Keil 1978) repräsentiert aufgrund zahlreicher Untersuchungen (Literatur s. z.B. Gnatzy & Tautz 1977; Keil 1978) sehr wahrscheinlich einen solchen Mechanismus.

3. Augenentwicklung bei den Muscoidea:

Nach der äußerst genauen Untersuchung der Augenentwicklung bei *Drosophila* von Ready et al. (1976) mit Verwendung radioaktiver und genetischer Marker findet die Differenzierung der Ommatidien entlang einer dorsoventral verlaufenden Furche der larvalen Augenscheibe statt. Die Ausdifferenzierung beginnt am posterioren Rand; die durch die sog. "morphogenetische Furche" gekennzeichnete Bildungszone wandert dann sukzessive über die Augenscheibe nach vorne. Die anteriore Region vor der Furche enthält nur eine Ansammlung undifferenzierter Zellen, die dann unmittelbar an der Furche in einer ersten Mitosewelle Gruppen bilden, die die zukünftigen Retinulazellen R2-5 und R8 beinhalten ("preclusters"). In einer posterioren Region hinter der Furche werden später, in einer zweiten Mitosewelle, die fehlenden R1,6 und 7 aus undifferenzierten Zellen hinzugebildet, wodurch die endgültigen "cluster" mit 8 Zellen entstehen. Diese Zellen bilden in einem späteren Entwicklungsstadium, noch vor der Rhabdomerbildung, in jedem sog. "Protoommatidium" zwei

bilateral-symmetrische Gruppen, deren Symmetrieebene durch die Zellgrenze von R3/4 und durch R7 verläuft (Trujillo & Melamed 1978): Die gleiche Symmetrie findet sich beim spiegelbildlichen Twistverlauf der Rhabdomere R1-3 und R4-6 wieder, sie wird also in diesem Stadium bereits präformiert. Ready et al. (1976) nehmen an, daß durch die Position der Zellen innerhalb der "cluster", die auch bereits die Symmetrie relativ zum Augenäquator zeigen, die späteren endgültigen Zelltypen bestimmt werden; dies dürfte insbesondere auch für die unterschiedliche Ausbildung des Twistverlaufs bei den peripheren Sehzellen und den verschiedenen zentralen Sehzelltypen gelten.

Erst in einem relativ späten Stadium der Puppe werden in den "Protoommatidien" die Rhabdomere angelegt (Waddington & Perry 1960, Perry 1968); da dies mit einer ca. 5-fachen Verlängerung der Retinulazellen einhergeht (Perry 1968), wird sehr wahrscheinlich bei diesem Differenzierungsschritt - wie bei der Biene (Eisen & Youssef 1980) - auch das Twisten der Rhabdomere ausgebildet. Dabei werden eventuell die peripheren Rhabdomere in einem distalen und einem proximalen Abschnitt ausdifferenziert und später in Ommatidienmitte zusammengefügt, ähnlich den zentralen Rhabdomeren. Diese Annahme geht auf folgende Beobachtungen zurück:

a) Sowohl in Ommatidienmitte als auch am basalen Ende konnten gelegentlich Mikrovilli-Anomalien in den peripheren Rhabdomeren beobachtet werden, die immer nur an diesen Stellen der ansonsten normalen Rhabdomere auftraten, und die wegen der Schräglage der Mikrovilli sehr an die

Wechselstellen R7/8 erinnern.

b) Aus der dreidimensionalen Rekonstruktion geht hervor, daß sich das zentrale Ommatidienlumen in der Mitte fast genauso stark verengt wie am distalen Beginn und am basalen Ende, der Längsverlauf der peripheren Rhabdomere zeigt entsprechend eine distale und eine proximale Ausbuchtung.

c) Trujillo & Melamed (1978) erwähnen, daß auch nach abgeschlossener Protoommatidienbildung in der Augenanlage noch ausgedehnte Zonen mit undifferenzierten Zellen vorhanden sind; Campos-Ortega et al. (1979) weisen auf eine zusätzliche Kernschicht proximal der "cluster" hin und beschreiben für ein späteres Differenzierungsstadium das Auftreten einer Schicht von pyknotischen Zellen in der Proximalhälfte der Augenscheibe; auch Ready et al. (1976) erwähnen dies kurz und zeigen makrophagenähnliche Zellen unterhalb des Augenscheiben-Epithels. Dies könnten Hinweise dafür sein, daß eventuell auch beim Aufbau der peripheren Rhabdomere - analog den proximalen zentralen Sehzellen R8 - vorübergehend eine zweite, proximale Zellschicht beteiligt ist, die später wieder abgebaut wird. In diesem Zusammenhang sei auch die grundsätzlich gleiche Form der Twistkurven mit je 3 Abschnitten verschiedener Drehrichtung bei den peripheren und den zentralen Rhabdomeren R7s, 1 und R8l erwähnt. Die von Perry (1968) beschriebene Verlängerung der Retina gegen Ende der Augendifferenzierung könnte auch in bestimmten Augenbereichen und bei bestimmten Sehzellen hormonell gehemmt werden; dies würde das Zustandekommen der verkürzten zentralen Rhabdomere in

den Randommatidien bei normaler Länge der peripheren Rhabdomere erklären. Jedenfalls dürfte gerade dieser letzte Abschnitt der Augenbildung einen hochkomplexen Ablauf genetisch programmierter Differenzierungsschritte beinhalten, über die aus den bisherigen Untersuchungen wenige Details hervorgehen.

4. Dorsofrontaler Augenbereich und zentrale Sehzelltypen:

Bei vielen Insekten weist der dorsofrontale Augenbereich besondere morphologische Ausbildungen auf: Im extremen Fall sind hier die Ommatidien so stark vergrößert, daß es zu einem "geteilten" Auge kommt, z.B. bei den Ephemeroptera und unter den Dipteren bei Simuliiden- und Bibioniden-Männchen. Eine ähnliche Tendenz zeigt das Auftreten von vergrößerten Facetten in diesem Bereich, z.B. bei Libellen, bei den Drohnen der Honigbiene und bei Männchen von vielen Tabaniden und Syrphiden (vgl. Collett & Land 1975a); dies trifft auch für die Muscoidea zu (Kuiper 1966, Braitenberg 1970). Diese strukturellen Besonderheiten werden durch Befunde über spezielle Funktionen des dorsofrontalen Augenteils ergänzt: Bei Simuliiden-Männchen bewirkt die Kombination von vergrößerten Facetten mit verlängerten Rhabdomeren eine hohe Winkelauflösung bei gleichzeitiger hoher Empfindlichkeit im "Dorsalauge"; dies ermöglicht ihnen, die Weibchen gegen den Himmel auch noch in der Dämmerung zu orten (Kirschfeld & Wenk 1976). Die vergleichbaren "Dorsaläugen" männlicher Bibioniden dürften ähnlich funktionieren, hier wurde zudem ein anderer Typ der "neuronalen Superposition"

beschrieben (Zeil 1979) als bei höheren Dipteren (Kirschfeld 1967). Der dorsofrontale Augenteil von Schwebfliegen-Männchen weist eine besonders hohe räumliche Auflösung auf (Collett & Land 1975a,b); auch bei Calliphora-Männchen liegt der Augenbereich mit der höchsten Winkelauflösung in der dorsofrontalen Zone mit den größten Facetten (Franceschini 1975). Ähnliche Vorteile bringen nach Berechnungen von Horridge & Duelli (1979) auch spezielle Ommatidien im vorderen und hinteren Augenbereich von insektenjagenden Mantiden mit sich. Drohnen fixieren die Bienenkönigin mit dem dorsofrontalen Augenteil (v. Praagh et al. 1980), und auch Musca-Männchen verfolgen kleine bewegte Objekte wie Weibchen im oberen frontalen Teil ihres Gesichtsfeldes (Wehrhahn 1979).

Da der dorsofrontale Augenbereich von Calliphora und Musca (-Männchen) - im Gegensatz zum mediolateralen Bereich - durch ein irreguläres Muster von 2 zentralen Rhabdomertypen gekennzeichnet ist (III. C), können die hier auftretenden Spezialisierungen auf die Ebene der Rezeptoren-Feinstrukturen ausgedehnt werden. Besonders interessant ist hierbei die Beschreibung eines Musters aus 2 verschiedenen fluoreszierenden Typen des zentralen Rhabdomers R7 ("yellow" und "pale"), deren Mikrovilli unterschiedliche Fotopigmente beinhalten (Kirschfeld et al. 1978): Bei einem exakten Nachweis der vermutlichen Kongruenz dieser beiden Muster ergäbe sich für das Fliegenauge die einzigartige Möglichkeit, aus der Struktur der Sehzellen ihre Funktion abzulesen. (Neuerdings fanden Franceschini & Hardie (1980) einen dritten Typ von R7, der vielleicht von den Randommatidien stammt.)

Ein ähnliches Muster von 2 morphologisch verschiedenen zentralen Sehzellen R7 fanden Trujillo & Bernard (1972) bei Dolichopodiden, das sich allerdings über das ganze Auge erstreckt; die zugehörigen Facetten sind rot und gelb gefärbt und in den Reihen gleichmäßig angeordnet. Die Mikrovilli des einen Rhabdomertyps R7 haben wie bei *Calliphora* eine dorso-ventrale Ausrichtung, die des anderen weisen nach caudal. Diese beiden Rhabdomertypen und ein dritter, dessen Mikrovilli nach frontal gerichtet sind, finden sich auch in Augenmitte bei Tabaniden, zumindest im Distalteil der Ommatidien (III. D), hier wiederum in einem irregulären Muster. Die Vermutung von Trujillo & Bernard (1972), daß es sich hier bei geeigneter Verschaltung um ein System zur Farbkontrast-Verstärkung handelt, kann deshalb auch für das Tabanidenauge zutreffen: Dolichopodiden hätten dadurch einen Vorteil beim Beutefang, für Bremsen ist bekannt, daß sie zum Aufsuchen der Wirtstiere neben der chemischen auch die optische Orientierung verwenden. Die zweite Annahme dieser Autoren ist, daß die zentralen Sehzellmikrovilli mit vertikaler Richtung nur gering auf das vorwiegend horizontal polarisierte, von der Wasseroberfläche reflektierte Licht ansprechen und dadurch eine bessere Sicht in das Wasser zum Beutefang ermöglichen; dies scheint in der ventralen Augenhälfte von Wasserläufern tatsächlich verwirklicht zu sein (Feinstruktur: Schneider & Langer 1969, elektrophysiologische Untersuchungen: Bohn & Täufer 1971). Dieses System impliziert nichttastende Rhabdomere; ob es für das Tabanidenauge zutrifft, muß in weiteren Untersuchungen geklärt werden - diese beinhalten

auch einen systematischen Aspekt, da Tabaniden eine relativ ursprüngliche Gruppe der Brachycera sind.

5. Funktionelle Bedeutung des Twistens:

Die Struktur der Mikrovilli und die Ausrichtung von den Dipolachsen der Chromophorgruppen der Fotopigmentmoleküle innerhalb der Mikrovilli (Goldsmith & Wehner 1977) bewirken eine dichroitische Absorption des Lichtes in den Rhabdomeren von Arthropodenaugen; das bedeutet z.B. für Insektenaugen, daß der Absorptionskoeffizient für polarisiertes Licht mit einer Schwingungsrichtung parallel zu den Mikrovillilängsachsen durchschnittlich 10mal höher ist als für eine Schwingungsrichtung senkrecht dazu (Shaw 1969, Snyder 1973b). Deshalb ist für Sehzellen, deren Mikrovilli in der Längsrichtung der Rhabdomere alle gleichmäßig parallel ausgerichtet sind, eine hohe Polarisationsempfindlichkeit (PS) zu erwarten. Elektrophysiologische Messungen bei Fliegen-Sehzellen zeigen jedoch, daß die PS von R1-6 generell nur um etwa 2 liegt, für die zentralen Sehzellen liegen die Meßwerte meist ebenfalls um 2 und erreichen seltener ca. 5-6 (z.B. Hardie 1979, Hardie et al. 1979). Durch den in III. A - C beschriebenen Rhabdomertwist im Fliegenauge kann diese Diskrepanz erklärt werden: Durch ein Verdrehen der Mikrovilli wird die theoretisch hohe PS reduziert (McIntyre & Snyder 1978). Nach Berechnungen von Wehner et al. (1975) hängt der Grad der Reduktion von der "birefringence" eines Rhabdomers ab (= Kristallinität, bewirkt durch Membranzstruktur und Anordnung der Mikrovilli), die allgemein als

sehr niedrig angesehen wird; unter Einbeziehung der entsprechenden Messungen an Fliegen-Rhabdomeren (Kirschfeld & Snyder 1975) ergibt sich aus der bei Wehner et al. (1975, Fig. 6) dargestellten Funktion für eine Sehzelle mit einem Rhabdomer von ca. 200 μm Länge und einem Dichroismus von etwa 10 ein PS-Wert von etwa 1,5 - 2, der mit den elektrophysiologischen Messungen gut übereinstimmt. Es ist daher auch anzunehmen, daß das kontinuierliche Twisten bei Hymenopteren und das diskontinuierliche bei Dipteren etwa den gleichen Effekt haben.

Die peripheren Sehzellen im Fliegenauge wurden ohnehin nicht als Polarisationsdetektoren angesehen, da durch ihre gemeinsame Verschaltung in der Lamina - nach bisheriger Kenntnis - eine PS-Information wegsummiert würde. Durch den Rhabdomertwist ergibt sich nun aber auch für die zentralen Sehzellen, daß sie die strukturellen Voraussetzungen für eine Polarisationsanalyse nicht besitzen - mit Ausnahme der kaum twistenden Modifikation des Sehzelltyps R8s, die im frontalen Augenbereich auftritt; von diesen Zellen könnten auch die seltenen Messungen eines relativ hohen PS stammen (Hardie 1979, Hardie et al. 1979). Die strukturelle Eigenschaft des Rhabdomertwists führt also ohne zusätzliche Hypothesen zu einer hinreichenden Erklärung der vorhandenen funktionellen Befunde. Auch der Schluß von Wolf et al. (1980), die bei optomotorischen Versuchen unter linear polarisiertem Licht mit der Mutante "sevenless" von *Drosophila* gleich gute Reaktionen wie

beim Wildtyp bekommen und daraus u. a. eine Polarisationsdetektion durch die peripheren Sehzellen postulieren, scheint etwas hypothetisch; es liegt wohl näher, diesen Befund auf die gerade im intensiv untersuchten frontalen Augenteil und auch bei "sevenless" vorhandenen R8s zurückzuführen.

Man kann nunmehr davon ausgehen, daß sowohl die elektrophysiologischen als auch die mikrospektrophotometrischen Untersuchungen zur PS im Fliegenauge (Langer 1967, Kirschfeld 1969, Scholes 1969, Mimura 1978, Franceschini & Hardie 1980) an Sehzellen mit twistenden Rhabdomeren durchgeführt wurden. Wegen der Symmetrie der Twistkurven der Rhabdomere R1-6 zum Übergangsbereich R7/R8 ist zu erwarten, daß bei den PS-Messungen, bei denen die Rhabdomere in ihrer ganzen Länge wirksam waren, die Schwingungsrichtung des linear polarisierten Lichtes, bei der maximale Absorption auftritt, weitgehend mit der Mikrovilliachse des distalen Rhabdomerbereichs übereinstimmt: Langer 1967, Scholes 1969, Mimura 1978, Franceschini & Hardie 1980. Bei Untersuchungen an Abkapp-Präparaten dagegen, bei denen nur ein distaler Bereich der Rhabdomere wirksam ist, müßte wegen des hier vorhandenen Twistens eine Abweichung zwischen der distalen Mikrovillirichtung und der Schwingungsrichtung bei maximaler Absorption auftreten: Eine solche Abweichung in Richtung des distalen Twistens ist in der Tat in Fig. 15 von Kirschfeld (1969) für alle peripheren Rhabdomere festzustellen: Mehr noch kann in diesem Zusammenhang auch das bisher ungeklärte Phänomen erläutert werden, daß das

Rhabdomer R7 bei einer E-Vektor-Position maximal absorbiert, die senkrecht zur distalen Mikrovillirichtung liegt (Kirschfeld 1969): Durch den Twistverlauf von R7 in 3 Abschnitten sind die Mikrovilli nur am proximalen Rhabdomerende und vorübergehend im Mittelteil so ausgerichtet wie distal; in allen anderen (weitaus längeren) Abschnitten stehen sie senkrecht oder in einer Zwischenstellung zur distalen Richtung, was sicher die Lage der Schwingungsrichtung bei maximaler Absorption entsprechend verändert.

Aus den feinstrukturellen Befunden von Wachmann & Schröer (1975) ist deutlich zu erschließen, daß ein Twisten auch im Dorsalauge des Taumelkäfers *Gyrinus* vorhanden sein muß; Meyer-Rochow (1978) beschreibt ein Twisten der Mikrovilli im riesigen Rhabdom einer Tiefsee-Crustacee (*Streetsia*/Amphipoda), und Duelli et al. (in prep., zitiert bei Wehner & Bernard 1980) finden ein Twisten im Auge einer Springspinne - dies sind Hinweise, daß Twisten nicht nur bei vielen Dipteren (s. III. D) und Hymenopteren (s. I.) auftritt, sondern auch bei anderen Arthropoden und sogar bei Cheliceraten, daß es sich also um eine vermutlich sehr weit verbreitete Struktur handelt, im Gegensatz zu der früheren Annahme, "that the rhabdomeres display an extraordinarily precise parallel orientation of the microvilli over long distances" (Burkhardt 1977).

Da anzunehmen ist, daß sich eine so erstaunliche und präzise Feinstruktur wie das Twisten nicht ohne einen erheblichen evolutiven und damit funktionellen Vorteil

herausbildet, muß den so konstruierten Rhabdomeren eine besondere funktionelle Bedeutung zukommen, im Gegensatz zu nichttwistenden, die im gleichen Auge auftreten können (dorsaler Augenrand bei Biene und Fliege). Diese Bedeutung kann nicht nur in der PS-Verminderung liegen; Laughlin et al. (1975) zeigen nun, daß die Gesamtabsorption von unpolarisiertem Licht in langen Rhabdomeren, die gleichmäßig parallele Mikrovilli mit ausgerichteten Fotopigmentmolekülen besitzen, wegen des auftretenden "self-screening" relativ gering ist, d.h., die Moleküle im distalen Rhabdomerteil absorbieren bereits einen Großteil von einer bestimmten Schwingungskomponente des Lichtes, die proximalen Mikrovilli, die die gleiche Komponente maximal absorbieren, haben deshalb einen sukzessive geringeren Wirkungsgrad. Um diesen Nachteil zu vermeiden, ist eine Konstruktionsmöglichkeit, das lange Rhabdom in kürzere Teilabschnitte aufzugliedern, zu denen jeweils verschiedene Sehzellen ihre Mikrovilli beisteuern: Sie ist bei Libellen verwirklicht (Ninomiya et al. 1969). Eine andere Möglichkeit ist eine Drehung der einzelnen Mikrovillischichten, wobei der hohe Absorptionskoeffizient der Einzelmikrovilli durch gerichtete Einlagerung der Fotopigmente beibehalten werden kann: Die Sehzellen erscheinen also durch den Rhabdomertwist für eine hohe Absorption von unpolarisiertem Licht optimiert (Smola & Tscharncke 1979), was unter normalen natürlichen Bedingungen auch erforderlich ist - für die offenen Rhabdomere von Dipteren gerade in besonderem Maße, da nach Shaw (1969) ihre generelle Absorptionsfähigkeit für

unpolarisiertes Licht wesentlich geringer ist als bei fusionierten Rhabdomeren: 76 % des einfallenden Lichts gegenüber 98 % für fusionierte Rhabdomere (bei sonst gleichen angenommenen Eigenschaften). Daß lange Rhabdomere mit gleichgerichteten Mikrovilli wegen self-screening tatsächlich Nachteile haben, zeigt auch, trotz normaler Ommatidienlänge, die spezielle Ausbildung von besonders kurzen zentralen Rhabdomeren in den Randommatidien:

6. Polarisationsanalysatoren bei Dipteren am dorsalen Augenrand:

Bei den zentralen Rhabdomeren der dorsalen Randommatidien sind alle Eigenschaften verwirklicht, die ein optimaler Polarisationsanalysator theoretisch (Snyder 1973a,b, McIntyre & Snyder 1978) besitzen muß: Sie twisten nicht und lassen daher, bei hohem mikrovillärem Dichroismus, auch eine hohe PS erwarten, und sie sind kurz (ca. 40 - 50 µm) und vermeiden deshalb sowohl self-screening, als auch eine mögliche Verringerung der PS durch die Rhabdomerlänge (Snyder 1973b); vergleichsweise konnte Labhart (1980) bei den nichttwistenden und längeren UV-Rezeptoren am dorsalen Augenrand der Biene (Schinz 1975, Wehner et al. 1975) eine PS bis zu 18 nachweisen. Nach Angaben von Labhart (1980, Fig.2) sind die optischen Achsen der 140 Ommatidien in der "dorsal rim area" des Bienenauges bei der Kopfhaltung im Flug zum größten Teil nach oben, nach schräg vorn und zur gegenüberliegenden Kopfseite gerichtet, diese gesamte Augenzone überblickt also einen Großteil des Himmels. Dies gilt auch für den Gesamtbereich der

Fliegen-Randommatidien (Gemperlein, unpublizierte Ergebnisse⁺): Die am meisten parietal gelegenen blicken in einem Winkel von ca. 20 - 30° nach schräg hinten oben, die optischen Achsen der im äußersten Frontalbereich gelegenen sind mit ca. 30 - 40° nach schräg vorne oben gerichtet; die Randommatidien am Vertex (die hier untersucht wurden) blicken nach oben und in Richtung Kopfmittle bzw. anderes Auge, sodaß sich hier die Sehfelder beider Augen teilweise überlappen - eine ideale Voraussetzung für Kurskorrekturen der Fliege mittels Polarotaxis! Auch die Randommatidienanzahl (schätzungsweise 180; nach Wada 1974a) gleicht der bei der Biene; nach Zolotov & Frantsevich (1973) sind für die Polarotaxis der Biene mindestens 25 - 50 dorsale Ommatidien notwendig, hinreichend für eine fehlerlose Orientierung sind dagegen 150 - 200 Ommatidien: Dies entspricht etwa der gefundenen Anzahl von Randommatidien bei Fliege und Biene!

Die zentralen Sehzellen der Randommatidien sind durch ihre sehr wahrscheinliche spektrale Empfindlichkeit im UV und Blau (vgl. hierzu Smola & Meffert 1979) für den Empfang von Himmelslicht prädestiniert. Außerdem dürfte ihre absolute Empfindlichkeit mindestens so hoch sein wie die von den zentralen Rhabdomeren anderer Augenbereiche: Die Querschnitts- und Volumenauswertungen (III. C 2) zeigen, daß das zentrale Rhabdomervolumen in den Randommatidien trotz der geringen Rhabdomerlänge etwa 3mal

⁺An dieser Stelle sei Herrn Dr. Gemperlein für ausführliche Diskussion sehr herzlich gedankt.

so groß ist wie bei zentralen Rhabdomeren mit normaler Länge und kleinem Querschnitt; aufgrund der Angaben von Kirschfeld (1969 und 1974) kann man abschätzen, daß die zentralen Rhabdomere am dorsalen Augenrand mindestens so viele Quanten absorbieren wie jedes andere zentrale Rhabdomer. Allerdings wird wohl (nach Seitz 1968) durch den 3 - 10fach vergrößerten zentralen Rhabdomerquerschnitt in den Randommatidien der Öffnungswinkel dieser Rezeptoren erheblich vergrößert, was aber bei der Großflächigkeit des Himmels-Polarisationsmusters (v. Frisch 1965, Waterman 1981) keinen Nachteil bedeuten muß. Die zentralen Axone sind bei den Randommatidien voll ausgebildet und dicker als die peripheren Axone; die Möglichkeit, daß es sich bei diesen Sehzellsonderbildungen etwa um bedeutungslose Mißbildungen handeln könnte, ist deshalb in Verbindung mit allen vorher genannten Details auszuschließen. Vielmehr dürfte es sich hier sehr wahrscheinlich um Ommatidien handeln, die für den Empfang und die Analyse von polarisiertem Himmelslicht spezialisiert sind. Dafür spricht auch die beobachtete Reduktion der peripheren Sehzellen; auch in den Randommatidien der Biene sind umgekehrt z.B. die Somata der UV-Rezeptoren vergrößert (Labhart 1980).

Bei den Randommatidien des Fliegenauges liegen aber nicht nur die strukturellen Voraussetzungen für eine Polarisationsempfindlichkeit vor, sondern auch für eine Bestimmung der Lage des E-Vektors. Für ein solches System zur E-Vektor-Detektion, dessen Vorhandensein im Bienenauge durch zahlreiche Verhaltensversuche belegt ist, wurden verschiedene Vorstellungen entwickelt, beginnend mit dem

Sternfolien-Modell v. Frisch's (1965). Das zweite Modell von Kirschfeld (1972) setzt für eine unzweideutige und intensitätsunabhängige E-Vektor-Bestimmung die Zusammenarbeit von mindestens 3 Polarisationsanalysatoren voraus, deren maximale Absorptionsrichtung $\phi_{\max}$ (= Mikrovillirichtung) verschieden sein muß. Bernard & Wehner (1975) und Wehner et al. (1975) entwickeln ein drittes Modell, bei dem nur 2 Polarisationsrezeptoren, deren $\phi_{\max}$ alle Winkeldifferenzen außer 0° und 90° haben können, mit einem polarisationsunempfindlichen Rezeptor zusammenwirken. Dabei muß das Gesichtsfeld der jeweils 3 beteiligten Rezeptoren weitgehend überlappen, und sie müssen die gleiche spektrale Empfindlichkeit besitzen (Wehner et al. 1975). Unter Berücksichtigung dieser Voraussetzungen kann jedes der beiden letzteren Modelle in der dorsalen Randzone des Fliegenauges verwirklicht sein:

a) Jedes Ransommatidium für sich könnte bereits eine Minimaleinheit nach Wehner et al. (1975) repräsentieren: Die 2 Polarisationsanalysatoren sind hier durch die Rhabdomere von R7 und R8 gegeben, deren Mikrovilli nicht im 90° -Winkel zueinander stehen, sondern Winkel von ca. 40° bis 60° miteinander bilden (vgl. die Meßwerte von Abb. 42a; ein 90° -Winkel würde nach Bernard & Wehner (1977) Neutralpunkte und bei einer E-Vektor-Lage von 45° keine Polarisations-Information ergeben); als zugehöriger polarisationsunempfindlicher Kanal kommen die (twistenden) peripheren Rhabdomere in Frage. Deren Gesichtsfeld dürfte mit dem der zentralen Rhabdomere weitgehend übereinstimmen,

da wahrscheinlich fast alle hier untersuchten Randommatidien (Vertexbereich!) etwa in die gleiche Richtung blicken: Ihre Rhabdomere sind über einen auffallend großen Teil des Schnittbereichs (vgl. Abb. 32a) exakt quergeschnitten, die Augenkrümmung muß also zumindest im distalen Retina-
teil des dorsalen Augenrandes sehr gering sein. Auch die spektrale Empfindlichkeit stimmt wegen des UV-Peaks der peripheren Sehzellen (vgl. Kabiersch 1980) mit den zentralen überein, der zweite Peak im Grünen ist bei (blauem) Himmelslicht an der Erregung nicht beteiligt (weißes, diffuses Himmelslicht ist wiederum nicht polarisiert, vgl.v.Frisch 1965).

b) Bei dem Sonderfall des Randommatidiums Nr.15/1 direkt am Augenvertex, dessen extrem kurze zentrale Rhabdomere R7 und R8 in entgegengesetzte Richtung twisten (vgl. Inset von Abb. 42a), wiederholen sich sogar Verhältnisse, die denen von 9. Sehzellen aus Bienenommatidien verschiedenen Twist-typs (Wehner et al. 1975) sehr ähneln: Hier verursacht das entgegengesetzte Twisten der 2 Klassen basaler Sehzellen nur eine geringe PS-Reduktion, vergrößert aber die Differenz der maximalen Absorptionsrichtungen ϕ_{max} und schafft damit ein theoretisch wirksames E-Vektor-Detektionssystem (Wehner et al. 1975); dieser Effekt dürfte dann auch für das System zentrale + periphere Rhabdomere im Ommatidium 15/1 von Calliphora zutreffen.

c) Es ist eine strukturelle Besonderheit des Fliegen-Randommatidienbereichs, daß die Mikrovillirichtungen der Rhabdomere R7 unmittelbar am Vertex etwa mit der Richtung

des Ommatidienbogens 14/15 übereinstimmen, und daß sie spiegelsymmetrisch zum Vertex, nach frontal und parietal zunehmend von dieser Richtung abweichen (vgl. II. C 2, Abb. 32b). Diese symmetrische Verschiebung ist wohl durch das Zusammenlaufen der Ommatidienbögen zum Vertex hin bedingt, wirkt sich aber nur bei den Randommatidien in erheblichem Ausmaß aus. Nach Sommer (1979, zitiert bei Labhart 1980) zeigen im dorsalen Randbereich des Bienen- auges die Mikrovillirichtungen der UV-Rezeptoren R1 und R5 eine symmetrische Ausrichtung zur "Transversal-Achse" des Bienenkopfes, die mit der bei Calliphora gefundenen in frappanter Weise übereinstimmt. Labhart (1980) konnte die Auswirkung dieser Anordnung auf die ϕ max der randzonalen UV-Zellen im Bienenauge nachweisen, die gleichermaßen für das Fliegenauge anzunehmen ist. Bei geeigneter Zusammen- schaltung zentraler Axone von entsprechend angeordneten Ommatidien zu beiden Seiten des Vertex könnte hier auch das Modell von Kirschfeld (1972) realisiert sein. Ein erster Befund, daß die Axone der Fliegen-Randommatidien in der distalen Lamina in besonderer Weise angeordnet sind, läßt auch eine spezielle Verschaltung der Randommatidien ver- muten; dies ist im Hinblick auf beide diskutierten Modelle von Interesse. Eine elektrophysiologische Feststellung einer ungewöhnlichen lateralen Interaktion von Ommatidien in einer "anterioren" Augenregion von Eristalis liegt bereits vor (Tsukahara & Horridge 1977), die hiermit zusammenhängen könnte.

Die vorab diskutierte E-Vektor-Detektion ist die Voraussetzung für eine menotaktische Orientierung bzw.

Navigation nach der Polarisationsrichtung des Himmelslichtes, die sich in Abhängigkeit vom Sonnenstand verändert (Waterman 1981), und deren Tagesgang z.B. von der Biene endogen verrechnet wird (v.Frisch 1965). Verhaltensversuche zeigen, daß auch Dipteren linear polarisiertes Licht zur Orientierung verwenden können: Wellington (1953) findet dies im Freiland für *Sarcophaga*-Larven und für adulte Fliegen (auch mit abgedeckten Ocellen!), und Wolf et al. (1980) beschreiben dies ebenso für die Beibehaltung einer geraden Flugrichtung von *Drosophila* im Laborversuch. v.Frisch (1965) beobachtete bei seinen "Ofenrohr"-Versuchen, daß die Bientänze sofort desorientiert sind, wenn der von den Bienen gesehene Ausschnitt des blauen Himmels durch vorüberziehende Wolken verdeckt wird (das Maximum der Polarisation liegt im Blau, Wolkenlicht ist unpolarisiert; v.Frisch 1965). Genau dasselbe Phänomen der abrupten Desorientierung mit Schwinden der Polarisation beschreiben Wellington (1953) für durchziehende Wolken und Wolf et al. (1980) für die Einstrahlung unpolarisierten Lichtes. Aufgrund der deutlichen Übereinstimmung mit dem Randbereich des Bienenauges in vielerlei Hinsicht dürften deshalb bei Fliegen gleichermaßen die Randommatidien die rezeptorische Voraussetzung für derartige Leistungen darstellen. Nach den systematisch ausgerichteten Untersuchungen von Wada (1974b) treten solche Randommatidien bei sehr vielen "höheren" Dipteren (*Brachycera*) auf. So könnte zum Beispiel auch die hervorragende visuelle Raumorientierung von Schwebfliegen (Collett & Land 1975b) auf eine Orientierung

mithilfe des polarisierten Lichtes zurückgehen. Jedenfalls scheint eine sehr große Zahl verschiedenster Arthropoden (Waterman 1981; v.Frisch 1965, pp. 452/453) das Polarisationsmuster des Himmels zu verwenden, sei es zur Navigation oder als tagesrhythmischen Zeitgeber (Wellington 1974), was wohl insbesondere auch für die Dipteren gilt: Im Auge der Calliphoridae und Muscidae befinden sich in der dorsalen Randzone und im dorsofrontalen Augenbereich Sehzellen, die zur Polarisationsanalyse geeignet sind; im dorsalen Randbereich dürften ziemlich sicher die Voraussetzungen zur E-Vektor-Detektion gegeben sein. Die Polarisationsanalyse mit dem kaum twistenden Sehzelltyp R8s des frontalen Augenbereichs könnte eine Bedeutung haben:

- a) zur Unterscheidung von Himmel (= Polarisationsmuster) und Wasserflächen (= vorwiegend horizontal polarisiertes, reflektiertes Licht),
- b) zur Intensivierung des Farbkontrastes von feuchten Oberflächen (ähnlich einem Polfilter beim Fotografieren).

Die restlichen Augenbereiche sind offensichtlich für die Wahrnehmung unpolarisierten Lichtes optimiert.

Die Erwartungen der Einführung aufgrund der auffälligen Ausbildung der optischen Verschaltungszentren im Gehirn der Fliege dürften deshalb nicht zu hoch gewesen sein: Aus zahlreichen Untersuchungen ergibt sich immer deutlicher das Bild des Dipterenauges als hochkomplexes und bereits auf der Ebene der Rezeptoren erstaunlich differenziertes Organ, in dem noch eine Vielzahl funktioneller Details zu entschlüsseln sind.

V. Zusammenfassung

=====

1. Das Twisten der Rhabdomere im Dipterenauge ist nicht auf ein Präparations- oder Fixationsartefakt zurückzuführen, sondern muß eine in-vivo-Struktur darstellen: Bei Sehzellen, die einer mechanischen oder chemischen Beschädigung von unterschiedlichem Ausmaß ausgesetzt waren, verläuft der Rhabdomertwist in genau derselben Weise wie bei sehr gut fixierten, völlig unbeschädigten Sehzellen.
2. Das Twisten der peripheren Rhabdomere R1-6 im Auge von *Calliphora* verläuft diskontinuierlich in 3 durch Twistrate und Drehrichtung deutlich unterschiedenen Phasen; die mittlere Twistphase ist zum Übergangsbereich des zentralen Rhabdomers von R7 auf R8 korreliert. Die Rhabdomere von R1-3 und von R4-6 twisten spiegelbildlich zueinander. Das Twisten ist umso ausgeprägter, je länger die Rhabdomere sind.
3. Die räumliche Rekonstruktion eines rhabdomertragenden Zellvorsprungs einer peripheren Sehzelle zeigt, daß der Rhabdomertwist hauptsächlich durch Formveränderungen des Sehzellvorsprungs zustande kommt. In Bereichen mit hoher Twistrate findet zusätzlich eine Drehung einzelner Mikrovillischichten statt. Dabei bleibt der Rhabdomerverlauf in der Längsrichtung des Ommatidiums relativ geradlinig.
4. Das typische Twisten der peripheren Rhabdomere ist bei verschiedenen Individuen und in verschiedenen Augenbereichen von *Calliphora* gleichartig. Es ist bereits bei frischgeschlüpften Fliegen vollständig ausgeprägt und unabhängig

von der Vitamin A-Konzentration in der Larvennahrung.

5. Die peripheren Rhabdomere im Auge von *Musca* zeigen einen mit *Calliphora* identischen Twistverlauf.
6. Im Auge von *Calliphora* und ebenso von *Musca* treten 2 Typen von zentralen Rhabdomeren auf: Die Rhabdomer-Querschnittsfläche des einen Typs ist annähernd doppelt so groß wie die des anderen. Diese beiden zentralen Rhabdomertypen werden von je 2 Sehzelltypen R7 und R8 gebildet, die sich in zahlreichen morphologischen Merkmalen unterscheiden.
7. Die beiden zentralen Rhabdomertypen kommen im Ommatidienraster des frontalen Augenbereichs des *Calliphora*-Männchens in einem Verhältnis 3:2 vor, das zur Augenmitte hin sukzessive in ein Verhältnis 3:1 übergeht; im Dorsalbereich tritt ein Verhältnis von 6:1 auf. Im lateralen Augenbereich findet sich dagegen ausschließlich der insgesamt häufigere zentrale Rhabdomertyp mit kleinerer Querschnittsfläche.
8. Alle zentralen Sehzelltypen R7 und R8 im Auge von *Calliphora* wie *Musca* zeigen einen ausgeprägten, jeweils charakteristischen Rhabdomertwist, der ebenfalls diskontinuierlich in 2 - 3 Phasen mit unterschiedlicher Drehrichtung und Twistrate verläuft. Einer der beiden Zelltypen R8 besitzt jedoch in den kürzeren Ommatidien zum frontalen Augenrand hin eine Modifikation mit sehr geringem Twisten; nur diese Rhabdomere R8 kommen deshalb als mögliche Polarisationsanalysatoren in Betracht.
9. Die ersten 2 - 3 Ommatidien am dorsalen Augenrand von *Calliphora* sind normal lang, die Querschnitte ihrer peripheren Sehzellen und Rhabdomere sind jedoch erheblich

reduziert; dagegen ist ihre zentrale Rhabdomer-Querschnittsfläche 3 - 10 mal so groß und ihr zentrales Rhabdomer-volumen 2 - 3 mal so groß wie bei zentralen Rhabdomeren in anderen Augenbereichen. Die zentralen Rhabdomere in den Randommatidien twisten nicht und sind etwa auf die Hälfte der Ommatidienlänge reduziert. Die Mikrovillirichtungen von R7 und R8 eines Randommatidiums bilden im Mittel einen Winkel von ca. 60 Grad miteinander; die Mikrovilli der R7 aller Randommatidien sind symmetrisch zum Augenvertex angeordnet. In der distalen Lamina ergeben sich Hinweise auf eine spezielle Verschaltung der Randommatidien. Mit all diesen Eigenschaften besitzen die Ommatidien des dorsalen Augenrandes alle Voraussetzungen für eine e-Vektor-Detektion des linear polarisierten Himmelslichtes.

10. Im distalen Retinabereich von 2 Tabaniden-Arten treten nebeneinander 3 Typen von zentralen Rhabdomeren R7 auf, deren Mikrovilli jeweils nach frontal, dorsal oder caudal weisen.
11. Es gibt zahlreiche Hinweise aus der Literatur, daß der Rhabdomertwist in den Augen zahlreicher Dipteren-Gruppen auftritt und eventuell ein systematisches Merkmal darstellt. Das in den Bildern anderer Autoren beobachtete Twisten läßt sich ohne weiteres in das hier beschriebene Twistsystem von Calliphora und Musca einordnen.

VI. Literatur

=====

- Altner J., D. Burkhardt (1981): Fine structure of the ommatidia and the occurrence of rhabdomeric twist in the dorsal eye of male *Bibio marci* (Diptera, Nematocera, Bibionidae). *Cell Tiss.Res.* 215, 607-623.
- Bernard G.D., R. Wehner (1975): Dichroism, birefringence and structural twist in polarized-light detectors of insects. *Biol.Bull.* 149, 421.
- Bernard G.D., R. Wehner (1977): Functional similarities between polarization vision and colour vision. *Vision Res.* 17, 1019-1028.
- Bernhard C.G., W.H.Miller, A.R.Möller (1965): The insect corneal nipple array. *Acta physiol.scand.* 63, suppl. 243, 1-79.
- Bittner G.D., D.W. Mann (1976): Differential survival of isolated portions of crayfish axons. *Cell Tiss.Res.* 169, 301-311.
- Blest A.D. (1978): The rapid synthesis and destruction of photoreceptor membrane by a Dinopid spider: A daily cycle. *Proc.Roy.Soc.Lond.* B200, 463-483.
- Blest A.D., K. Powell, L. Kao (1978a): Photoreceptor membrane breakdown in the spider *Dinopis*: GERL differentiation in the receptors. *Cell Tiss.Res.* 195, 277-297.
- Blest A.D., L. Kao, K. Powell (1978b): Photoreceptor membrane breakdown in the spider *Dinopis*: The fate of rhabdomere products. *Cell Tiss.Res.* 195, 425-444.

- Blest A.D., G.D. Price, J. Maples (1979): Photoreceptor membrane breakdown in the spider *Dinopis*: Localisation of acid phosphatases. *Cell Tiss.Res.* 199, 455-472.
- Bohn H., U. Täuber (1971): Beziehungen zwischen der Wirkung polarisierten Lichtes auf das Elektoretinogramm und der Ultrastruktur des Auges von *Gerris lacustris* L. *Z.vergl.Physiol.* 72, 32-53.
- Boschek C.B. (1971): On the fine structure of the peripheral retina and lamina ganglionaris of the fly, *Musca domestica*. *Z.Zellforsch.* 118, 369-409.
- Boschek C.B., K. Hamdorf (1976): Rhodopsin particles in the photoreceptor membrane of an insect. *Z.Naturforsch.* 31c, 763.
- Braitenberg V. (1970): Ordnung und Orientierung der Elemente im Sehsystem der Fliege. *Kybernetik* 7, 235-242.
- Brammer J.D. (1970): The ultrastructure of the compound eye of a mosquito, *Aedes aegypti*. *J.exp.Zool.* 175, 181-196.
- Brammer J.D., P.J. Stein, R.A. Anderson (1978): Effect of light and dark adaptation upon the rhabdom in the compound eye of the mosquito. *J.exp.Zool.* 206, 151-156.
- Burkhardt D. (1977): On the vision of insects. *J.Comp.Physiol.* 120, 33-50.
- Campos-Ortega J.A., N.J. Strausfeld (1972): The columnar organization of the second synaptic regions of the visual system of *Musca domestica*. *Z.Zellforsch.* 124, 561-585.

- Campos-Ortega J.A., G. Jürgens, A. Hofbauer (1979): Cell clones and pattern formation: Studies on sevenless, a mutant of *Drosophila melanogaster*. Roux's Arch.Develop.Biol. 186, 27-50.
- Carlson S.D., G. Gemne, W. Robbins (1969): Ultrastructure of photoreceptor cells in a vitamin A-deficient moth (*Manduca sexta*). *Experientia* 25, 175-177.
- Carlson S.D., C. Chi (1974): Surface fine structure of the eye of the housefly (*Musca domestica*): Ommatidia and lamina ganglionaris. *Cell Tiss.Res.* 149, 21-41.
- Carlson S.D., C. Chi (1979): The functional morphology of the insect photoreceptor. *Ann.Rev.Entomol.* 24, 379-416.
- Chi C., S.D. Carlson (1976): The large pigment cell of the compound eye of the house fly *Musca domestica*. *Cell Tiss.Res.* 170, 77-88.
- Chi C., S.D. Carlson (1979): Ordered membrane particles in rhabdomeric microvilli of the housefly (*Musca domestica*). *J.Morphol.* 161, 309-322.
- Chi C., S.D. Carlson, R.L. StMarie (1979): Membrane specializations in the peripheral retina of the housefly *Musca domestica*. *Cell Tiss.Res.* 198, 501-520.
- Collett T.S., M.F. Land (1975a): Visual control of flight behaviour in the hoverfly, *Syriffa pipiens* L. *J.Comp.Physiol.* 99, 1-66.
- Collett T.S., M.F. Land (1975b): Visual spatial memory in a hoverfly. *J.Comp.Physiol.* 100, 59-84.
- Danneel R., B. Zeutzel (1957): Über den Feinbau der Retinula bei *Drosophila melanogaster*. *Z.Naturforsch.* 12b, 580-583.

- Dietrich W. (1909): Die Facettenaugen der Dipteren.
Z.wiss.Zool. 92, 465-539.
- Eguchi E., K. Naka, M. Kuwabara (1962): The development of the rhabdom and the appearance of the electrical response in the insect eye. J.Gen.Physiol. 46, 143-157.
- Eguchi E., T.H. Waterman (1976): Freeze-etch and histochemical evidence for cycling in Crayfish photoreceptor membranes. Cell Tiss.Res. 169, 419-434.
- Eguchi E., T.H. Waterman (1979): Longterm dark induced fine structural changes in Crayfish photoreceptor membranes. J.Comp.Physiol. 131, 191-203.
- Eichenbaum D.M., T.H. Goldsmith (1968): Properties of intact photoreceptor cells lacking synapses.
J.exp.Zool. 169, 15-32.
- Eisen J.S., N.N. Youssef (1980): Fine structural aspects of the developing compound eye of the honey bee, *Apis mellifera*. J.Ultrastruct.Res. 71, 79-94.
- Fernández-Morán H. (1956): Fine structure of the insect retina as revealed by electron microscopy.
Nature 177, 742-743.
- Fernández-Morán H. (1958): Fine structure of the light receptors in the compound eyes of insects.
Exp.Cell Res., Suppl.5, 586-644.
- Franceschini N. (1975): Sampling of the visual environment by the compound eye of the fly: Fundamentals and applications. In: Photoreceptor Optics (A.W. Snyder, R. Menzel, eds.), pp. 98-125. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.

- Franceschini N., R.C. Hardie (1980): In vivo recovery of dye-injected photoreceptor cells in the retina of the fly *Musca domestica*. *J.Physiol.(Lond.)* 301, 59P-60P.
- v. Frisch K. (1965): *Tanzsprache und Orientierung der Bienen*. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- Gemperlein R. (1969): Grundlagen zur genauen Beschreibung von Komplexaugen. *Z.vergl.Physiol.* 65, 428-444.
- Glauert A.M. (1975): Fixation, dehydration and embedding of biological specimens. *Practical Methods in Electron Microscopy*. North-Holland Publ.Comp., Amsterdam-Oxford.
- Gnatzy W., J. Tautz (1977): Sensitivity of an insect mechanoreceptor during moulting. *Physiol.Entomol.* 2, 279-288.
- Gnatzy W., K.M. Weber (1978): Tormogen cell and receptor-lymph space in insect olfactory sensilla. *Cell Tiss.Res.* 189, 549-554.
- Goldsmith T., D.E. Philpott (1957): The microstructure of the compound eyes of insects. *J.biophys.biochem.Cytol.* 3, 429-438.
- Goldsmith T.H., G.D. Bernard (1974): The visual system of insects. In: *The Physiology of Insecta*, Vol.II (M. Rockstein, ed.), pp. 165-272. Academic Press, New York-London.
- Goldsmith T.H., R. Wehner (1977): Restrictions on rotational and translational diffusion of pigment in the membranes of a rhabdomeric photoreceptor. *J.Gen.Physiol.* 70, 453-490.
- Grenacher H. (1879): *Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden*. Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen.

- Griffiths G.W. (1979): Transport of glial cell acid phosphatase by endoplasmic reticulum into damaged axons. *J.Cell Sci.* 36, 361-389.
- Grundler O.J. (1974): Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Auge der Honigbiene (*Apis mellifera*). I. Untersuchungen zur Morphologie und Anordnung der neun Retinulazellen in Ommatidien verschiedener Augenbereiche und zur Perzeption linear polarisierten Lichtes. *Cytobiol.* 9, 203-220.
- Hardie R.C. (1979): Electrophysiological analysis of the fly retina. I: Comparative properties of R1-6 and R7 and R8. *J.Comp.Physiol.* 129, 19-33.
- Hardie R.C., N. Franceschini, P.D. McIntyre (1979): Electrophysiological analysis of fly retina. II. Spectral and polarisation sensitivity in R7 and R8. *J.Comp.Physiol.* 133, 23-39.
- Harris W.A., D.F. Ready, E.D. Lipson, A.J. Hudspeth, W.S. Stark (1977): Vitamin A deprivation and *Drosophila* photopigments. *Nature* 266, 648-650.
- Horridge G.A., K. Mimura (1975): Fly photoreceptors. I. Physical separation of two visual pigments in *Calliphora* retinula cells 1-6. *Proc.Roy.Soc.Lond.* B190, 211-224.
- Horridge G.A., P. Duelli (1979): Anatomy of the regional differences in the eye of the mantis *Ciulfina*. *J.exp.Biol.* 80, 165-190.
- Kabiersch A. (1980): Spektral- und Polarisationsempfindlichkeit identifizierter Sehzellen der Fliege *Calliphora erythrocephala*. Dissertation, Universität München.

- Keil Th. (1978): Die Makrochaeten auf dem Thorax von *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy (Calliphoridae, Diptera). *Zoomorphologie* 90, 151-180.
- Keil Th. (1979): Rutheniumrot-Färbung sensorischer Einheiten der Insekten-Epidermis. *Europ.J.Cell Biol.* 19, 78-82.
- Kirschfeld K. (1967): Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von *Musca*. *Exp.Brain Res.* 3, 248-270.
- Kirschfeld K. (1969): Absorption properties of photopigments in single rods, cones and rhabdomeres. In: *Processing of Optical Data by Organisms and Machines* (W. Reichardt, ed.), pp. 116-136. Academic Press, New York-London.
- Kirschfeld K. (1972): Die notwendige Anzahl von Rezeptoren zur Bestimmung der Richtung des elektrischen Vektors linear polarisierten Lichtes. *Z.Naturforsch.* 27b, 578-579.
- Kirschfeld K. (1974): The absolute sensitivity of lens and compound eyes. *Z.Naturforsch.* 29c, 592-596.
- Kirschfeld K., N. Franceschini (1969): Ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von *Musca*. *Kybernetik* 6, 13-22.
- Kirschfeld K., A.W. Snyder (1975): Waveguide mode effects, birefringence and dichroism in fly photoreceptors. In: *Photoreceptor Optics* (A.W. Snyder, R. Menzel, eds.), pp. 56-77. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- Kirschfeld K., P. Wenk (1976): The dorsal compound eye of Simuliid flies: An eye specialized for the detection of small, rapidly moving objects. *Z.Naturforsch.* 31c, 764-765.

- Kirschfeld K., N. Franceschini, B. Minke (1977): Evidence for a sensitizing pigment in fly photoreceptors. *Nature* 269, 386-390.
- Kirschfeld K., R. Feiler, N. Franceschini (1978): A photo-stable pigment within the rhabdomere of fly photoreceptors No.7. *J.Comp.Physiol.* 125, 275-284.
- Kolb G. (1977): The structure of the eye of *Pieris brassicae*. *Zoomorphologie* 87, 123-146.
- Kuiper J.W. (1966): On the image formation in a single ommatidium of the compound eye in Diptera. In: *The Functional Organization of the Compound Eye*. Wenner-Gren Center Symp. 1965. Pergamon Press, London.
- Labhart Th. (1980): Specialized photoreceptors at the dorsal rim of the honeybee's compound eye: Polarizational and angular sensitivity. *J.Comp.Physiol.* 141, 19-30.
- Langer H. (1966): Spektrometrische Untersuchungen der Absorptionseigenschaften einzelner Rhabdomere im Facettenauge. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.* 59, 329-338.
- Langer H. (1967): Grundlagen der Wahrnehmung von Wellenlänge und Schwingungsebene des Lichtes. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.* 60, 195-233.
- Langer H., Schneider L. (1970): Zur Struktur und Funktion offener Rhabdome in Facettenaugen. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.* 69, 494-503.
- Laughlin S.B., R. Menzel, A.W. Snyder (1975): Membranes, dichroism and receptor sensitivity. In: *Photoreceptor Optics* (A.W. Snyder, R. Menzel, eds.), pp. 237-259. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.

- McIntyre P., A.W. Snyder (1978): Light propagation in twisted anisotropic media: Application to photoreceptors. *J.Opt.Soc.Am.* 68, 149-157.
- McLean M., G.A. Horridge (1977): Structural changes in light- and dark-adapted compound eyes of the Australian earwig *Labidura riparia truncata* (Dermaptera). *Tiss. & Cell* 9, 653-666.
- Melamed J., O. Trujillo-Cenóz (1968): The fine structure of the central cells in the ommatidia of Dipterans. *J.Ultrastruct.Res.* 21, 313-334.
- Menzel R. (1975): Polarisation sensitivity in insect eyes with fused rhabdoms. In: *Photoreceptor Optics* (A.W.Snyder, R. Menzel, eds.), pp. 372-387. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- Menzel R., M. Blakers (1975): Functional organisation of an insect ommatidium with fused rhabdom. *Cytobiol.* 11, 279-298.
- Meyer-Rochow V.B. (1978): The eyes of mesopelagic crustaceans. II. *Streetsia challengerii* (Amphipoda). *Cell Tiss.Res.* 186, 337-349.
- Meyer-Rochow V.B., H. Waldvogel (1979): Visual behaviour and the structure of dark- and light-adapted larval and adult eyes of the New Zealand glowworm *Arachnocampa* 1. (*Mycetophilidae*: *Diptera*). *J.Insect Physiol.* 25, 601-613.
- Miller W.H., A.R. Möller, G.D. Bernhard (1966): The corneal nipple array. In: *The Functional Organization of the Compound Eye*. Wenner-Gren Center Symp. 1965. Pergamon Press, London.

- Mimura K. (1978): Electrophysiological evidence for interaction between retinula cells in the flesh-fly.
J.Comp.Physiol. 125, 209-216.
- Ninomiya N., Y. Tominaga, M. Kuwabara (1969): The fine structure of the compound eye of a damselfly.
Z.Zellforsch. 98, 17-32.
- Odselius R., R. Elofsson (1981): The basement membrane of the insect and crustacean compound eye: Definition, fine structure and comparative morphology. Cell Tiss.Res. 216, 205-214.
- Oldroyd H. (1966): The Natural History of Flies.
Norton, New York.
- Perrelet A. (1970): The fine structure of the retina of the honey bee drone. Z.Zellforsch. 108, 530-562.
- Perry M.M. (1968): Further studies on the development of the eye of *Drosophila melanogaster*. I. The ommatidia.
J.Morphol. 124, 227-247.
- Portmann A. (1965): Die Tiergestalt. Herder, Freiburg-Basel-Wien.
- v. Praagh J.P., W. Ribl, C. Wehrhahn, D. Wittmann (1980): Drone bees fixate the queen with the dorsal frontal part of their compound eyes. J.Comp.Physiol. 136, 263-266.
- Räber F.W. (1979): Retinatopographie und Sehfeldtopologie des Komplexauges von *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera) und einiger verwandten Formiciden-Arten. Dissertation, Universität Zürich.
- Ratzersdorfer C. (1952): Volumetric indices for the parts of the insect brain. A comparative study in cerebrialization of insects. J.New York Entomol.Soc. LX.

- Ready D.F., T.E. Hanson, S. Benzer (1976): Development of the *Drosophila* retina, a neurocrystalline lattice. *Developm.Biol.* 53, 217-240.
- Ribi W.A. (1978): A unique Hymenopteran compound eye. The retina fine structure of the digger wasp *Spheg cognatus* Smith (Hymenoptera, Sphecidae). *Zool.Jb.Anat.* 100, 299-342.
- Ribi W.A. (1979): Do the rhabdomeric structures in bees and flies really twist? *J.Comp.Physiol.* 134, 109-112.
- Ribi W.A. (1980): New aspects of polarized light detection in the bee in view of non-twisting rhabdomeric structures. *J.Comp.Physiol.* 137, 281-285.
- Rick R., F.G. Barth, A.v. Pawel (1976): X-ray microanalysis of receptor lymph in a cuticular arthropod sensillum. *J.Comp.Physiol.* 110, 89-95.
- Schinz R.H. (1975): Structural specialization in the dorsal retina of the bee, *Apis mellifera*. *Cell Tiss.Res.* 162, 23-34.
- Schmid B. (1979): Die Rhabdomerquerschnitte der Sehzellen von 4 Ommatidien des Fliegenauges. Zulassungsarbeit, Universität München.
- Schneider L., H. Langer (1969): Die Struktur des Rhabdoms im DoppelaUGE des Wasserläufers *Gerris lacustris*. *Z.Zellforsch.* 99, 538-559.
- Scholes J. (1969): The electrical responses of the retinal receptors and the lamina in the visual system of the fly *Musca*. *Kybernetik* 6, 149-162.

- Seitz G. (1968): Der Strahlengang im Appositionsauge von *Calliphora erythrocephala*. Z.vergl.Physiol. 59, 205-231.
- Shaw S.R. (1969): Sense-cell structure and interspecies comparisons of polarized-light absorption in arthropod compound eyes. Vision Res. 9, 1031-1040.
- Shaw S.R. (1978): The extracellular space and blood-eye barrier in an insect retina: An ultrastructural study, Cell Tiss.Res. 188, 35-61.
- Smith D.S. (1969): The fine structure of haltere sensilla in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, with scanning electron microscopic observations on the haltere surface. Tiss. & Cell 1, 443-484.
- Smola U. (1977): Das Twisten der Rhabdomere der Sehzellen im Auge von *Calliphora erythrocephala*. Verh.Dtsch. Zool.Ges. 70, 234. G.Fischer, Stuttgart.
- Smola U., P. Meffert (1979): The spectral sensitivity of the visual cells R7 and R8 in the eye of the blowfly *Calliphora erythrocephala*. J.Comp.Physiol. 133, 41-52.
- Smola U., H. Tschardt (1979): Twisted rhabdomeres in the Dipteran eye. J.Comp.Physiol. 133, 291-297.
- Snyder A.W. (1973a): Optical properties of invertebrate photoreceptors. In: The Compound Eye and Vision of Insects (G.A. Horridge, ed.), pp. 179-235. University Press, Oxford.
- Snyder A.W. (1973b): Polarization sensitivity of individual retinula cells. J.Comp.Physiol. 83, 331-360.
- Snyder A.W., C. Pask (1973): Spectral sensitivity of Dipteran retinula cells. J.Comp.Physiol. 84, 59-76.

- Steinbrecht R.A. (1980): Cryofixation without cryoprotectants, freeze substitution and freeze etching of an insect olfactory receptor. *Tiss. & Cell* 12, 73-100.
- Thurm U. (1970): Untersuchungen zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände. *Verh.Dtsch.Zool. Ges.* 64, 79-88.
- Thurm U. (1974a): Mechanisms of electrical membrane responses in sensory receptors, illustrated by mechanoreceptors. In: *Biochemistry of Sensory Functions* (L.Jaenicke, ed.), pp. 367-390. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- Thurm U. (1974b): Basics of the generation of receptor potentials in epidermal mechanoreceptors of insects. In: *Symp. Mechanoreception* (J.Schwartzkopff, ed.), pp. 355-385. *Abh.Rhein.Westf.Akad.Wiss.*, Opladen.
- Trujillo-Cenóz O. (1965): Some aspects of the structural organization of the arthropod eye. *Cold Spring Harb. Symp.Quant.Biol.* 30, 371-382.
- Trujillo-Cenóz O. (1972): The structural organization of the compound eye in insects. In: *Handbook of Sensory Physiology* (H. Autrum et al., eds.), Vol.7/2, pp. 5-62. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- Trujillo-Cenóz O., J. Melamed (1966): Electron microscope observations on the peripheral and intermediate retinas of Dipterans. In: *The Functional Organization of the Compound Eye* (C.G. Bernhard, ed.), pp. 339-361. Pergamon Press, London.
- Trujillo-Cenóz, O., G.D. Bernard (1972): Some aspects of the retinal organization of *Sympycnus lineatus* Loew (Diptera, Dolichopodidae). *J.Ultrastruct.Res.* 38, 149-160.

- Trujillo-Cenóz O., J. Melamed (1978): Development of photoreceptor patterns in the compound eyes of Muscoid flies. *J.Ultrastruct.Res.* 64, 46-62.
- Tsukahara Y., G.A. Horridge (1977): Interaction between two retinula cell types in the anterior eye of the drone fly *Eristalis*. *J.Comp.Physiol.* 115, 287-298.
- Venable J.H., R. Coggeshall (1965): A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J.Cell Biol.* 25, 407-408.
- Wachmann E. (1979): Untersuchungen zur Feinstruktur der Augen von Bockkäfern (Coleoptera, Cerambycidae). *Zoomorphologie* 92, 19-48.
- Wachmann E., W.-D. Schröer (1975): Zur Morphologie des Dorsal- und Ventralauges des Taumelkäfers *Gyrinus substriatus* (Coleoptera, Gyrinidae). *Zoomorphologie* 82, 43-61.
- Wada S. (1974a): Spezielle randzonale Ommatidien von *Calliphora erythrocephala* (Diptera: Calliphoridae): Architektur der zentralen Rhabdomeren-Kolumne und Topographie im Komplexauge. *Int.J.Insect Morphol.&Embryol.* 3, 397-424.
- Wada S. (1974b): Spezielle randzonale Ommatidien der Fliegen (Diptera: Brachycera): Architektur und Verteilung in den Komplexaugen. *Z.Morph.Tiere* 77, 87-125.
- Waddington C.H., M.M. Perry (1960): The ultra-structure of the developing eye of *Drosophila*. *Proc.Roy.Soc.Lond.* B153, 155-178.

- Waterman T.H. (1981): Polarization Sensitivity. In: Hand-book of Sensory Physiology (H.Autrum, ed.) Vol.VII/6B, pp. 281-469. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- Weber G., H. Wunderer (1976): On the fine structure of tactile bristles on the epidermal cone of the honey bee (*Apis mellifera* L.) (Insecta, Hymenoptera). Zoomorphologie 84, 223-234.
- Wehner R. (1976): Structure and function of the peripheral visual pathway in Hymenopterans. In: Neural Principles in Vision (F.Zettler, R.Weiler eds.), pp. 280-337. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.
- Wehner R., G.D. Bernard, E. Geiger (1975): Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. J.Comp.Physiol. 104, 225-245.
- Wehner R., G.D. Bernard (1980): Intracellular optical physiology of the bee's eye. II. Polarizational sensitivity. J.Comp.Physiol. 137, 205-214.
- Wehner R., E. Meyer (1981): Rhabdomeric twist in bees - artefact or in vivo structure? J.Comp.Physiol.142,1-17.
- Wehrhahn C. (1979): Sex-specific differences in the chasing behaviour of free flying houseflies (*Musca*). Biol.Cybern. 32, 239-341.
- Wellington W.G. (1953): Motor responses evoked by the dorsal ocelli of *Sarcophaga aldrichi*, and the orientation of the fly to plane polarized light. Nature 172,1177-1179.
- Wellington W.G. (1974): Changes in mosquito flight associated with natural changes in polarized light. Can.Entomol. 106, 941-948.

- White R.H., E. Lord (1975): Diminution and enlargement of the mosquito rhabdom in light and darkness. J.Gen.Physiol. 65, 583-598.
- White R.H., N.A. Michaud (1980): Calcium is a component of ommochrome pigment granules in insect eyes. Comp.Biochem.Physiol. 65A, 239-242.
- White R.H., N.A. Michaud (1981): Disruption of insect photoreceptor membrane by divalent ions: Dissimilar sensitivity of light- and dark-adapted mosquito rhabdomeres. Cell Tiss.Res. 216, 403-411.
- Williams D.S. (1980a): Ca^{++} -induced structural changes in photoreceptor microvilli of Diptera. Cell Tiss.Res. 206, 225-232.
- Williams D.S. (1980b): Organisation of the compound eye of a Tipulid fly during the day and night. Zoomorphologie 95, 85-104.
- Williams D.S., A.D. Blest (1980): Extracellular shedding of photoreceptor membrane in the open rhabdom of a Tipulid fly. Cell Tiss.Res. 205, 423-438.
- Wolf R., B. Gebhardt, R. Gademann, M. Heisenberg (1980): Polarization sensitivity of course control in *Drosophila melanogaster*. J.Comp.Physiol. 139, 177-191.
- Wolken J.J., J. Capenos, A. Turano (1957): Photoreceptor structures III. *Drosophila melanogaster*. J.biophys.biochem.Cytol. 3, 441-447.
- Wolken J.J., A.D. Mellon, G. Contis (1957): Photoreceptor structures II. *Drosophila melanogaster*. J.exp.Zool. 134, 383-410.

- Yasuzumi G., N. Deguchi (1958): Submicroscopic structure of the compound eye as revealed by electron microscopy. *J.Ultrastruct.Res.* 1, 259-270.
- Zeil J. (1979): A new kind of neural superposition eye: The compound eye of male Bibionidae. *Nature* 278, 249-250.
- Zolotov V., L. Frantsevich (1973): Orientation of bees by the polarized light of a limited area of the sky. *J.Comp.Physiol.* 85, 25-36.

Lebenslauf:

7. 7. 1951	Geboren in Regensburg
1957 - 1961	Besuch der Grundschule in Regensburg
1961 - 1970	Besuch des hum. Gymnasiums in Regensburg
Juni 1970	Reifeprüfung
Ab WS 1970/71	Studium der Biologie an der Ludwig-Maximilians-Universität München
SS 1973	Diplom-Vorprüfung Biologie
1975	Diplomarbeit (Rasterelektronenmikroskopie an den Kopfsensillen der Wanderheuschrecke Locusta)
WS 1975/76	Diplomprüfung in Biologie (Zoologie / Genetik / Anorganische Chemie / Physik)
1976	Beginn der Promotion bei Prof. Dr. Smola am Zoologischen Institut der Universität München

